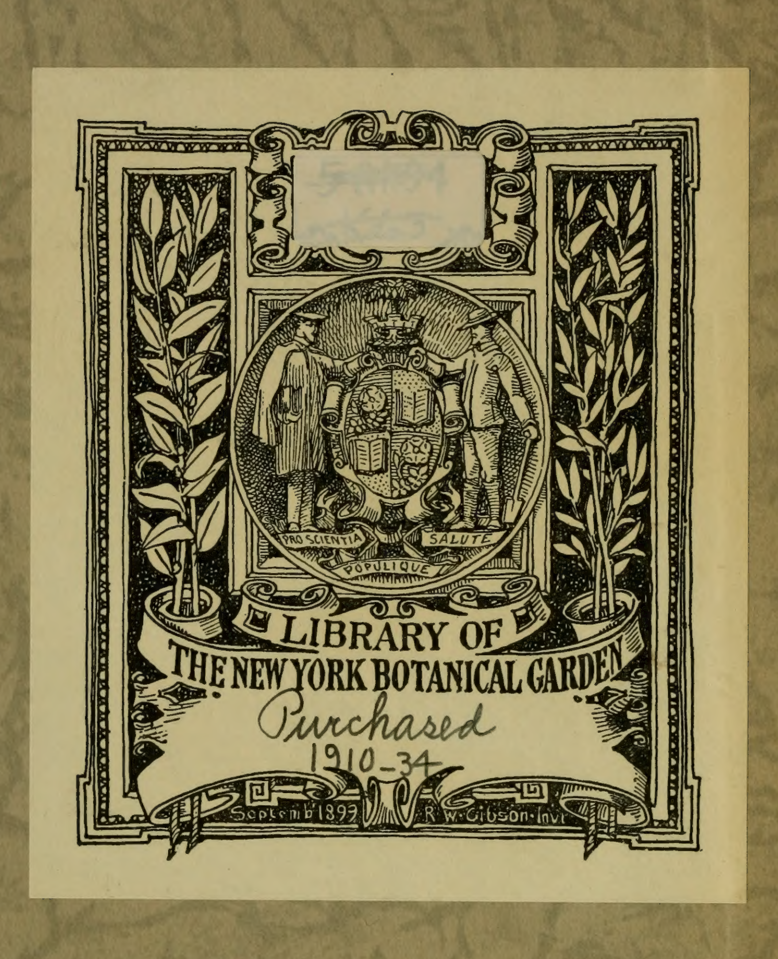
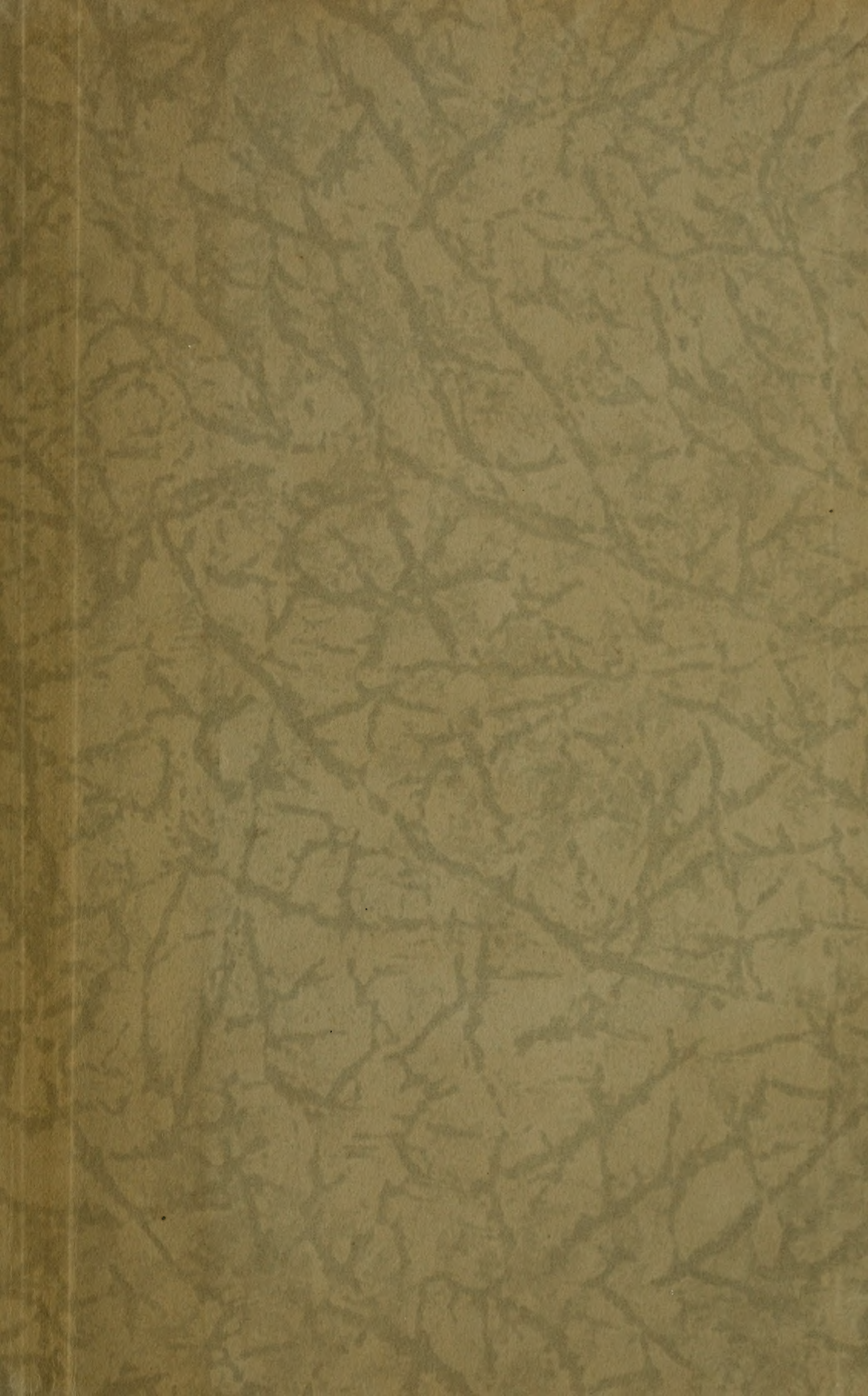

PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1910-34
Septemb 1899
R. W. Gibson. Inv.



Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz

Begründet von

DR. O. VON KIRCHNER †
Professor der Botanik an der Landw. Hochschule Hohenheim

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der Eidgen. Techn. Hochschule Zürich

Fortgeführt von

DR. W. WANGERIN
Professor der Botanik an der Techn. Hochschule
Danzig-Langfuhr

DR. C. SCHRÖTER
Alt-Professor der Botanik in Zürich.

Band I, Abteilung 3.

Araceae, Lemnaceae, Juncaceae, Liliaceae,
Dioscoreaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae.

Bearbeitet von

P. Ascherson, J. Bernátsky, W. Brenner, F. Buxbaum,
P. Graebner, F. Höck, O. Kirchner, E. Loew, F. Ludwig

Mit 791 Abbildungen.

STUTTGART 1934.

Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.

Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Buchdruckerei Ungeheuer & Ulmer in Ludwigsburg.

Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis
von
Band I, Abteilung 3.

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands Österreichs und der Schweiz.

Von

DR. O. VON KIRCHNER
Professor der Botanik an der landw. Hochschule
Hohenheim.

DR. E. LOEW
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik am eidgen. Polytechnikum
Zürich.

Lieferung 10.

Band I, 3. Abteilung, Bogen 3—8: Araceae (Schluss), Lemnaceae, Juncaceae.

Mit 178 Einzelabbildungen in 52 Figuren.

STUTTGART 1909.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Subskriptionspreis Mk. 3.60. Einzelpreis Mk. 5.—.

Notiz.

Durch den am 12. August 1908 erfolgten Tod von Professor Dr. E. Loew haben die Herausgeber einen um so schmerzlicheren Verlust erlitten, als der Verstorbene in den letzten Jahren seine Zeit und Arbeitskraft fast ausschließlich der „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas" gewidmet hatte. Die in seinem Nachlaß vorgefundenen Aufzeichnungen und Ausarbeitungen, die sich namentlich auf die Familien der Liliaceen und Scrophulariaceen, aber auch auf viele andere beziehen, werden unserem Werke zu gute kommen. Die auf die Ökologie bezüglichen Schriften seiner reichhaltigen Bibliothek hat Professor Loew letztwillig dem Botanischen Verein der Provinz Brandenburg mit der Bestimmung vermacht, daß die Mitarbeiter an der „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen" das Recht haben sollen, daraus Werke zu entlehnen.

Die Herausgeber waren bemüht, für das Ausscheiden von Professor Loew dadurch einigen Ersatz zu schaffen, daß sie eine weitere Anzahl von Mitarbeitern gewonnen haben. Danach steht bis jetzt die Mitarbeiterliste für folgende Familien fest:

O. Appel in Dahlem: Cyperaceae.
G. Bitter in Bremen: Ranunculaceae.
W. Bremner in Basel: Dioscoreaceae.
S. E. Brunies in Basel: Oleaceae, Globulariaceae.
R. Buser in Genf: Rosaceae.
M. Büsgen in Hann.-Münden: Betulaceae, Fagaceae.
R. Chodat in Genf: Papaveraceae, Saxifragaceae, Polygalaceae.
F. Fankhauser in Bern: Juglandaceae.
Ch. Flahault in Montpellier: Potamogetonaceae, Moraceae, Rafflesiaceae, Chenopodiaceae, Cynocrambaceae, Lauraceae, Capparidaceae, Buxaceae, Vitaceae, Myrtaceae, Plumbaginaceae, Apocynaceae.
E. Giger in Zürich: Caprifoliaceae.
H. Glück in Heidelberg: Alismaceae, Lentibulariaceae.
K. von Goebel in München: Droseraceae, Plantaginaceae.
P. Graebner in Gr.-Lichterfelde: Potamogetonaceae, Najadaceae, Hydrocharitaceae, Juncaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Orchidaceae.
A. Günthart in Zürich: Dipsacaceae.
A. von Hayek in Wien: Saxifragaceae.
W. Heering in Hamburg: Compositae.
G. Hegi in München: Linaceae, Scrophulariaceae.
E. Heinricher in Innsbruck: Scrophulariaceae, Orobanchaceae.
F. Höck in Perleberg: Araceae, Valerianaceae.
P. Jaccard in Zürich: Tiliaceae.
M. Koernicke in Bonn: Leguminosae.
A. Lender in Genf: Solanaceae.
F. Ludwig in Greiz: Lemnaceae.
J. Massart in Brüssel: Gramineae.
H. Meierhofer in Zürich: Lentibulariaceae.
F. W. Neger in Tharandt: Rhamnaceae, Thymelaeaceae, Elaeagnaceae, Oenotheraceae.
A. Pascher in Prag: Liliaceae.
O. Porsch in Wien: Pirolaceae.
M. Rikli in Zürich: Coniferae, Ranunculaceae, Oleaceae.
H. Ross in München: Urticaceae, Nymphaeaceae, Polemoniaceae, Acanthaceae.
E. Rübel in Zürich: Primulaceae, Caprifoliaceae.
R. Scharfetter in Villach: Scrophulariaceae.
H. C. Schellenberg in Zürich: Gramineae.
C. K. Schneider in Wien: Salicaceae, Myricaceae.
G. Senn in Basel: Aristolochiaceae, Adoxaceae.
A. Sprecher in Zürich: Gramineae.
C. Stauffer in Zürich: Ericaceae.
G. Tischler in Heidelberg: Berberidaceae.
K. von Tubeuf in München: Loranthaceae.
A. Volkart in Zürich: Gramineae.
W. Wächter in Steglitz: Halorrhagidaceae.
E. Weber in Brütisellen: Gramineae.
F. E. Weiss in Manchester: Polygonaceae, Crassulaceae, Saxifragaceae.
T. W. Woodhead in Huddersfield: Butomaceae, Rosaceae.

Außerdem haben verschiedene Botaniker ihre Mitarbeiterschaft für später in Aussicht genommen.

4. Reihe. **Spathiflorae.**

14. Familie. **Araceae.**

(Bearbeitet von F. Höck, mit Beiträgen von P. Ascherson, O. Kirchner und E. Loew.)

Wichtigste spezielle Literatur:[1])

1. Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 2, 2. Abt. Leipzig 1902—1904.
2. Braun, A. Über das Vorkommen mehrerer Hüllblätter am Kolben von Arum maculatum L., Calla palustris L. und Richardia africana Kth. Verh. d. bot. Ver. f. d. Prov. Brandenburg. I, 1859. S. 84—97.
3. Caruel, F. Observations sur la nature et l'origine de la pulpe qui entoure les graines dans certains fruits. Ann. des sc. nat. Sér. IV. Botanique. t. 12. S. 72—78.
4. Christy, R. M. and Corder, H. Arum maculatum and its cross-fertilization. Journ. of Bot. vol. 21. 1883. S. 235—240, 262 -267.
5. Dalitzsch, M. Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen. Botan. Centralblatt, Bd. 25. 1886. S. 153—156, 184—187, 217—219, 249—253, 280—285, 312—318, 343—348.
6. De Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
7. Dutrochet, H. J. Recherches sur la chaleur propre des êtres vivants à basse température. Ann. d. sc. nat. Sér. II. Bot. t. 13. 1840.
8. Duvernoy, G. Untersuchungen über Keimung, Bau und Wachstum der Monokotyledonen. Stuttgart 1834.
9. Engler, A. Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae. Nova Acta d. K. K. Leop.-Carol. deutschen Akad. d. Naturf. Bd. 39, 1877. S. 135—224.
10. — — Araceae. Monographiae Phanerogamarum, auct. A. et C. de Candolle. Vol. II. Paris 1879.
11. — — Araceae-Pothoideae. Das Pflanzenreich. Heft 21. Leipzig 1905. (Acorus S. 308—313.)
12. Engler-Drude. Die Vegetation der Erde. Leipzig 1896 ff.
13. Eriksson, J. Studier öfver hydrofila växter. Botan. Notiser. 1895. S. 154—165.
14. Falkenberg, P. Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen. Leipzig 1876.
15. Fischer-Benzon, F. v. Altdeutsche Gartenflora. Kiel und Leipzig 1894.

[1]) Vgl. die allgemeine ökologische Literatur Bd. I, Abt. 1, S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert. — Die bei Angabe der Verbreitung der Arten benutzten Floren sind hier nicht einzeln aufgezählt.

16. Guilland, A. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones. Ann. d. sc. nat. Sér. VI. Bot. t. 5. 1878. S. 1—176.
17. Höck, F. Pflanzen der Schwarzerlenbestände Norddeutschlands. Englers Botan. Jahrbücher, Bd. 22. 1897. S. 551—581.
18. — — Laubwaldflora Norddeutschlands. Stuttgart 1896.
19. Irmisch, Th. Botanische Notizen. Botan. Zeitung, Bd. 8. 1850. S. 719—721.
20. — — Morphologische Beobachtungen an einigen Gewächsen aus den natürlichen Familien der Melanthaceen, Irideen und Aroideen. Berlin 1856.
21. — — Bemerkungen über Acorus Calamus und A. gramineus. Botan. Zeitung, Bd. 22. 1864. S. 66 f.
22. — — Über einige Aroideen. Abh. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. Jahrg. 13. 1874. Heft 2.
23. Knuth, P. Zur Bestäubung von Calla palustris. Botan. Centralblatt, Bd. 51. 1892. S. 289—291.
24. Kraus, G. Über den Stoffwechsel in der sich erwärmenden Arum-Keule. Sitzber. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. 1884.
25. — — Über die Blütenwärme bei Arum italicum. Abh. der naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. 16. 1884. S. 257—360.
26. Laux, W. Ein Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Jahrg. 27. 1887. S. 65—111.
27. Lewin, L. Über die toxicologische Stellung der Raphiden. Berichte d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 18. 1900. S. 53—72.
28. Lierau, M. Über die Wurzeln der Araceen. Englers Botan. Jahrbücher, Bd. 9. 1888. S. 1—38.
29. Ludwig, F. Zur Biologie der phanerogamischen Süßwasserflora, in Zacharias, O. Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Bd. 1. 1891. S. 65—134.
30. Mangin, L. Relations anatomiques entre la tige, la feuille et l'axe florale de l'Acorus Calamus. Bull. de la soc. d. sc. de Nancy. 1880. Referat in Justs Bot. Jahresbericht. Jahrg. 8. 1880. Abt. 1. S. 64 ff.
31. Mücke, M. Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von Acorus Calamus. Botan. Zeitung. 66. Jahrg. Abt. I. 1908. S. 1—23.
32. Müller, H. Die Insekten als unbewußte Blumenzüchter. Kosmos, Jahrg. 3. 1878. S. 314—337, 403—426, 476—499.
33. Richard, A. Reliquiae Richardianae ad analysin botanicam spectantes. Guillemins Archives de Botanique. t. I. 1833. S. 9—29.
34. Rimbach, A. Über die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln. Berichte d. Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. 11, 1893. S. 94—113, 467—472.
35. — — Über die Tieflage unterirdisch ausdauernder Pflanzen. Das. Bd. 14. 1896. S. 164—168.
36. — — Über die Lebensweise der geophilen Pflanzen. Das. Bd. 15. 1897. S. 92—100.
37. — — Über die Lebensweise des Arum maculatum. Das. S. 178—182.
38. — — Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Das. Bd. 17. 1899. S. 18—35.
39. Schwendener, S. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig 1874.
40. Tschirch, A. Angewandte Pflanzenanatomie. Bd. I. Wien und Leipzig 1889.
41. Van Tieghem, Ph. Recherches sur la structure des Aroidées. Ann. d. sc. nat. Sér. V. Bot. t. 6. 1866. S. 72—210.
42. Van Tieghem, Ph. et Douliot, H. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Das. t. 8. 1888. S. 1—660.
43. Wydler, H. Morphologische Notizen. Flora 1856. S. 33—47.

Verbreitung im allgemeinen.

Die *Araceen* sind sehr vorwiegend, nach Engler (**40**) zu etwa 92 %, tropisch; von den etwa 900 Arten der Familie (**95**) hat ganz Europa kaum 20 Arten aufzuweisen, Mitteleuropa, selbst wenn wir es in dem weiten Sinne von Ascherson und Graebner (1) fassen, nur 8 fest angesiedelte Arten. Von diesen sind aber nur 3 im Deutschen Reich vorhanden, 1 weitere in der südlichen Schweiz und 2 in südlichen Teilen des österreichischen Kaiserstaates, sodaß unser Gebiet ein halbes Dutzend Arten umfaßt.[1]) Entsprechend der vorwiegend tropischen Verbreitung der Familie stellen fast alle an die Wärme (vgl. indes *Acorus*) und meist auch an die Feuchtigkeit ziemlich hohe Anforderungen.

1. Gattung. **Acorus L.**

1. Acorus calamus L., Kalmus.

Die Gattung *Acorus* umfaßt nur 2 Arten, die beide in Mitteleuropa beobachtet sind. Aber während der sicher in Ost-, Mittel- und Südost-Asien heimische (10) *A. gramineus* nur im südlichen Gebiet häufig gebaut und hin und wieder verwildert vorkommt, obwohl er auch im nördlichen aushält (1), ist der echte Kalmus, *A. calamus*, durch fast das ganze Gebiet wie wild verbreitet.

Dieser bewohnt bei uns Binnengewässer jeder Art, besonders an Ufern und seichten Stellen. Daher sind ähnlich wie bei unseren Rohrkolben-Arten (s. Bd. I, 1. Abt., S. 348) die unteren Teile der Pflanze dem Leben im Schlammboden, die über das Wasser hervorragenden Teile dem Luftleben angepaßt. Der Kalmus ist im größten Teile des Gebietes jetzt häufig, tritt oft gar in großen Beständen, in anderen Fällen horstweise oder vereinzelt, namentlich innerhalb des Röhrichts auf. Doch ist er nicht überall häufig, z. B. nicht in Steiermark[2]); auch vom österreichischen Küstenland ist er nach Pospichals Flora nur aus einem Graben bekannt. Auf den ostfriesischen Inseln ist er erst neuerdings aus einem 1890 auf Juist angeschwemmten und eingepflanzten Rhizomstück erwachsen[3]), und für die nordfriesischen Inseln nur von Röm erwiesen (1), wo er nach Knuth[4]) ursprünglich gepflanzt wurde, aber ganz eingebürgert ist. Aus Württemberg wird der Kalmus von Kirchner und Eichler[5]) vom Unterland als zerstreut, und dann noch von einigen Orten der Alb angegeben, dagegen gar nicht vom Schwarzwald und Oberland. Auch in Baden (nach Seubert-Klein) und Hessen (nach Wigand-Meigen), wie im Reg.-Bez. Wiesbaden im besonderen, ist die Art so selten, daß ihre Einzelfundorte in den Floren angeführt werden, ganz im Gegensatz zu den in solcher Beziehung auch oft genauen norddeutschen Floren, in denen die Art allgemein als „häufig“, „nicht

---

[1]) Bisweilen verwildert und völlig eingebürgert kommt außer Arten der zu behandelnden Gattungen noch *Pinellia ternata* aus Ostasien vor (vgl. F. Höck, Beih. Bot. Centralbl. Bd. 15, 403; Ascherson-Graebner, Synopis II, 2, 389). Die Entwickelung dieser also im weitesten Sinn als Glied unseres Pflanzengebiets in Betracht kommenden Art hat Irmisch in d. Abhandl. d. naturforsch. Gesellsch. z. Halle, Bd. 13, 1874, Heft 2 behandelt; ein ausführlicher Bericht darüber findet sich in Justs bot. Jahresbericht, Bd. 2, 1874, S. 526 f. Adventivknospen auf Blättern erwähnt von ihr Engler (10, S. 19).

[2]) Vgl. Botan. Jahresber. Bd. 15, 1887. 2. Abt. S. 327.

[3]) F. Buchenau. Flora der ostfriesischen Inseln. 3. Aufl. Leipzig 1896.

[4]) P. Knuth. Flora der nordfriesischen Inseln. Kiel u. Leipzig 1895. S. 118.

[5]) O. Kirchner und J. Eichler. Exkursionsflora für Württemberg und Hohenzollern. Stuttgart 1900. S. 77.

selten“ usw. bezeichnet wird. Jedoch steigt sie auch ins Bergland ziemlich hoch, zwar in Schlesien (nach Schube) nur bis ins mittlere Hochgebirge, im Bayerischen Wald nach Sendtner bis 2100 Fuß, aber im Wallis[1]) bis 1150 m und in Tirol bis 1090 m (1).

Wie in den nördlichen Teilen des Deutschen Reichs ist der Kalmus auch in den Niederlanden „allgemein“ (Heukels), während er in dem angrenzenden Belgien auch in allen Hauptteilen auftritt, aber nach Crépins Angaben zu urteilen nicht so allgemein verbreitet ist. Von Frankreich geben Bonnier und Layens ihn als hie und da naturalisiert an. Auf den britischen Inseln kommt er in England und Irland[2]), doch (nach Babington) selten vor. In den meisten Gegenden Dänemarks ist er wie in Norddeutschland nicht selten, doch ist er da nicht überall, z. B. selten um Kolding und auf Lolland-Falster (Lange). In Norwegen reicht er (nach Schübeler) bis 63 ° 26′, in Schweden findet er sich (nach Neuman) nur selten von Schonen bis Värmland und Upland, sowie auf Öland und Gotland. In Finnland reicht er von Abo und Nyland bis Tavastland (10). In den russischen Ostseeprovinzen ist er (nach Lehmann) gemein, in Polen (nach Rostafinski) „überall häufig und gesellig“, reicht dann nach Wolhynien, Kursk, Moskau, wie auch andererseits nach Ungarn; doch tritt er innerhalb der Zentralkarpathen (nach Sagorski und Schneider) nur „hier und da in der Arva; bei Haligacz in der Zips“ auf; er soll nach Holuby[3]) von Mähren in Ungarn eingeführt sein. Doch ist er auch noch in Bosnien[4]) wie in Serbien und Rumänien (1) beobachtet, während er für den Süden der Balkanhalbinsel zweifelhaft ist, aus Griechenland nur von Sibthorp aus Lakonien angegeben wird, neuerdings aber nirgends innerhalb des ganzen Staatengebiets beobachtet wurde (Halácsy). Aus den Apenninen ist er nicht bekannt[5]), wohl aber aus Oberitalien; ebenso fehlt er in den Pyrenäen (10), das eigentliche Mittelmeergebiet berührt er also kaum, da er schon in der Provence, Riviera und Dalmatien fehlt (1). Seine Verbreitung innerhalb Europas würde daher, weil sie von Norddeutschland aus nach allen Seiten nur allmählich abnimmt, keineswegs gegen seine Ursprünglichkeit in unserem Erdteile sprechen.

Dennoch dringt immer mehr die Ansicht durch, daß die Gattung in Europa nicht urwüchsig ist; die ersten hierauf bezüglichen Untersuchungen sollen von Dierbach herrühren (31). Wahrscheinlich gemacht wird es auch durch ihr gänzliches Fehlen in den in neuer Zeit so viel untersuchten pflanzlichen Resten der eiszeitlichen Moore[6]), wie überhaupt durch das Fehlen mit Sicherheit der Gattung zuzurechnender Fossilien. Denn jetzt kommt die Art oft auf Moorboden vor; Spuren von ihr hätten sich also wahrscheinlich erhalten. Weder die

---

[1]) Christ (19) sagt, daß *Acorus calamus* in der Schweiz fast nur im Wallis vorkomme, Gremli und Schinz-Keller geben ihn als zerstreut an; er kommt z. B. am Vierwaldstätter-, Zuger-, Zürcher-, Greifen- und Pfäffiker See vor (Schröter).

[2]) In Irland ist er sicher eingewandert, aber fest angesiedelt (Moore, vgl. Bot. Jahresber. Jahrg. 1. 1873. S. 645).

[3]) Vgl. Bot. Jahresber. Bd. 6, 1878, 2. S. 787. — Stellenweise gilt er dort auch als Rest aus der Türkenzeit (das. Bd. 24, 1896, 2. S. 214).

[4]) Vgl. Bot. Jahresber. Bd. 16, 1888, 2. S. 422.

[5]) Für die pontinischen Sümpfe ist er irrtümlich angegeben (Bot. Jahresber. Bd. 27, 1899, 1. S. 347).

[6]) Nach Goeppert (Ber. üb. die Tätigk. d. bot. Sektion d. Schles. Gesellsch. 1874, S. 58) gehen die Wurzeln des Kalmus erst bei — 16 ° zu Grunde, die Pflanze würde also selbst große Kälte ertragen; an die große Feuchtigkeit aber, die wahrscheinlich mehr als Kälte die Eiszeit ausgezeichnet hat, würde sie natürlich in hohem Grade angepaßt sein.

Schriftsteller des Altertumes,[1]) noch die des deutschen Mittelalters kennen sie als europäische Pflanze, obwohl wenigstens die letzteren unsere Art als Heilpflanze nennen. Auch in Ägypten war sie, wenn überhaupt, nur als Droge eingeführt (31). Alle älteren Nachrichten weisen auf eine asiatische Heimat

---

[1]) Daß der Kalmus auch nur als Droge den Schriftstellern des klassischen Altertums bekannt gewesen sei, scheint mir keineswegs so sicher als allgemein, und auch noch von Mücke (31), angenommen wird. Nach dieser Annahme soll ἄκορον (Dioskorides I, 2) der Name der in Kleinasien wachsenden Pflanze, κάλαμος ἀρωματικός (a. a. O. I, 17) aber derjenige der aus Indien eingeführten Droge sein. Aber die Zusammengehörigkeit dieser beiden Artikel ist ebensowenig erwiesen oder auch nur wahrscheinlich, als die Identität eines von ihnen mit *Acorus calamus*.

Was zunächst Akoron anbetrifft, so wird es unmittelbar nach *Iris* aufgeführt und nur mit dieser verglichen; unter den (allerdings erst später hinzugefügten) Synonymen befindet sich ein Römisches und ein Gallisches. Die Fundortsangaben Galatien und Kolchis beziehen sich keineswegs auf Akoron im allgemeinen, sondern nur auf eine bestimmte, vorzügliche Sorte, die in den genannten Provinzen Kleinasiens Splenion genannt wurde. Das Akoron muß also im Mittelmeergebiet weiter verbreitet gewesen sein, und nichts spricht dagegen, in ihm eine andere Art oder Artengruppe von *Iris* zu sehen, wie es auch die Glossare des Mittelalters verstanden (15, S. 46).

Nicht besser steht es mit Kalamos aromatikos. Die Angabe, daß diese Droge röhrig und mit einer spinnwebigen Masse gefüllt sei, sowie beim Zerbrechen in viele kleine flache Stückchen (σχινδαλμούς) zerspringe, paßt gar nicht auf den Kalmus, mit dem ihn die Autoren des Mittelalters und z. T. des 16. Jahrhunderts identifizierten. Vor fast einem Jahrhundert hat Guibourt ihn für identisch mit den Stengeln der Nordindischen *Gentianacee Sweertia chirata* erklärt, die auch jetzt noch auf dem Drogenmarkt als Stipites Chirettae nicht unbekannt sind, und Boutron-Charlard hat durch die vergleichende chemische Analyse dieser Stengel und einer damals noch in den französischen Apotheken als „Calmus verus" vorhandenen Droge, deren Identität nachgewiesen (Journ. de chimie méd. juin 1825, p. 209 sq.). Tatsache ist, daß der in Prosper Alpinus, Exot. lib. II, cap. 7 beschriebene und abgebildete Cassab-el-darrir, unter welchem arabischen Namen, dem Äquivalent des griech. Kalamos aromatikos und des noch zu erwähnenden hebr.-aram. k'nêh-bôsem gewöhnlich (vgl. z. B. auch Figari's Studii scientifici sull' Egitto II, p. 363; Löw, Aramäische Pflanzennamen, S. 342) der Kalmus verstanden wird, diese indische Pflanze gemeint ist (allerdings müssen die auch mit der Beschreibung nicht stimmenden pfeilförmigen Blattbasen weg gedacht werden). Alpinus sagt, jedenfalls im Gegensatz zu dem ihm sicher bekannten Kalmus, daß diese Pflanze von den Drogisten nicht nur Ägyptens, sondern auch z. T. Europas für den wahren Kalamos aromatikos der Alten gehalten werde. Da diese Droge aber gar nicht aromatisch, sondern bitter ist, erklärt sich Royle (Antiquity of Hindoo Medicine. 1837. S. 33) mit Recht gegen diese Identifikation und sucht den Kalamos aromatikos des Dioskorides in den aromatischen Rhizomen und Halmen einer indischen Andropogonee, die er 1840 in Illustr. Bot. Himal. Mount. t. 97, Fig. 3 als *Andropogon Calamus aromaticus* abbildete. Nach Stapf, der kürzlich in Kew Bulletin of misc. inform. 1906, Nr. 8, S. 297—363 eine meisterhafte monographische Studie über die aromatischen Andropogoneen Indiens (The Oil Grasses of India and Ceylon) veröffentlicht hat, in der ihre bis dahin so unklare Geschichte und verwirrte Systematik und Nomenklatur aufs Befriedigendste aufgeklärt wird, gehört diese Royle'sche Pflanze zu *Cymbopogon Martini* (Roxb.) Stapf, dem Rusá Grass (Stapf S. 336). (Bekanntlich wird das aus diesem Grase bereitete sog. Geraniumöl allgemein zur Verfälschung des Rosenöls benutzt; vergl. Flückiger, Pharmakognosie des Pflanzenreiches 2. Aufl., S. 157.) Ähnliche Vermutungen wurden über den Kalamos aromatikos schon früher von Trinius 1822 (Clavis

hin (15, 31); die erste Abbildung eines in Europa gewachsenen Kalmus liefert Matthioli 1565; Clusius erhielt ihn 1574 aus Konstantinopel, wohin er aber vor 1562, wahrscheinlich schon 1557 gelangt sein muß. Die polnische Bezeichnung der Art (Tatarak) deutet auf ihre Einführung

---

Agrostographiae antiquioris S. 10—15) und Dierbach 1828 (Archiv d. Pharmacie 25, S. 161) geäußert (vgl. Flückiger a. a. O. S. 326), und auch Stapf (S. 302) stimmt insofern bei, als nach ihm kaum ein Zweifel besteht, daß der Kalamos aromatikos in diese Verwandtschaft gehört, obwohl ihm die Feststellung der Art nicht gelungen sei. Wir müssen es also unentschieden lassen, ob er mit der Royleschen Pflanze oder nach andern (Stapf 315) mit dem Citronella Grass, *Cymbopogon nardus* (L.) Rendle oder mit einer andern der zwölf von Stapf besprochenen Arten zu identifizieren sei. — Diese Pflanze kommt auch an drei Stellen im alten Testament vor, da der Kaneh Jes. 43, 24 oder K'nêh bôsem 2. Mose 30, 23, ein Name, der fast unverändert noch im 10. (11.?) Jahrhundert n. Chr. bei dem jüdischen Arzte Assaf auch als aramäischer vorkommt (vgl. Löw a. a. O. S. 25 u. 342), von den LXX mit κάλαμος ἀρωματικός übersetzt wird. Luther hat an beiden Stellen „Kalmus", worunter er wohl unseren damals als Droge in Deutschland schon wohlbekannten Kalmus verstanden hat. Immerhin ist es von Interesse, daß das deutsche Wort schon existierte, ehe die Pflanze nach Deutschland gelangte.

Gesenius (Hebr. u. chald. Handwörterbuch S. 667) und Stapf (S. 306) ziehen aber noch eine dritte Stelle hierher Jer. 6, 20, wo diese Droge Kaneh hattôb „das gute Rohr" genannt wird, was Luther jedenfalls im Anschluß an frühere Übersetzungen mit „gute Zimmtrinden" wiedergibt; diese Stelle ist die wichtigste, da es dort heißt, daß die Droge aus fernen Ländern komme. Diese Worte passen besser auf ein indisches Produkt als auf den bald zu erwähnenden *Andropogon schoenanthus*, den Dioskorides aus verhältnismäßig mit Palästina benachbarten Gebieten Arabiens und der nach mittelalterlichen Berichten, die sich leicht auch heute bestätigen könnten, auf der Sinai-Halbinsel vorkommt. Die Irrtümer, welche Luther in der Übersetzung von Kaneh usw. beging, finden sich leider noch größtenteils in der neuesten von Kautzsch herausgegebenen Bibelübersetzung von 1896, nur in der Jesajahstelle steht das neutrale „Gewürzrohr". Daß auch die von den ägyptischen Ärzten Kannah genannte Droge (Loret, Flore Pharaonique S. 31) hierher gehört, ist wohl sehr wahrscheinlich. Keinenfalls können diese Erwähnungen als Beweis dafür gelten, daß unser Kalmus den alten Hebräern und Ägyptern, wie Loret annimmt, bekannt gewesen sei. Wie Flückiger a. a. O. S. 327 ausführt, wurde der Name Kalamos aromatikos erst im späteren Mittelalter auf letzteren übertragen und die Patres des 16. Jahrhunderts haben es an Zweifel oder ausdrücklichem Widerspruch nicht fehlen lassen.

Ohne alles Bedenken identifiziert aber Stapf (S. 306) den von Dioskorides unmittelbar vor Kalamos aromatikos (I, 16.) besprochenen σχοῖνος mit *Cymbopogon schoenanthus* (L.) Spr., worunter er aber nicht wie alle früheren Autoren eine Art des Monsungebiets, sondern den im nördlichen Saharagebiet von Marokko bis nach Nordwestindien verbreiteten *Andropogon laniger* Desf. versteht. Von dieser Pflanze, von der auch die Blüten benützt wurden (daher schon bei Galenos σχοίνου ἄνθος später Schoenanthus und im Mittelalter Squinanthus, Is-chir der Araber und Kamelheu der alten Drogisten), haben wir Belege dafür, daß sie von den alten Ägyptern schon mehr als ein Jahrtausend vor unserer Zeitrechnung benutzt wurde.

In der Tat sind Halme (mit Ährchen) dieser Art im Grabversteck der 22. Dynastie in Der-el-Bahari (Theben) von Schweinfurth (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 2. 1884. S. 370) aufgefunden worden. Jedenfalls wäre eine erneute Prüfung der Angaben, daß der echte Kalmus den alten Ägyptern und Hebräern bekannt gewesen sei, sehr erwünscht. Bemerkenswert ist die ausführliche Fundortsangabe, welche Theophrast für Schoinos und Kalamos macht (Hist. plant. IX, 7). Zwischen dem Libanon und einem andern

durch Mongolen, jedenfalls scheint sie früher nach Polen als nach Deutschland gekommen zu sein; in den westeuropäischen Sprachen hat sie nur Bezeichnungen, die auf *Acorus* („Ackerwurz") oder *Calamus* hindeuten (1). Sie soll in England sogar erst 1643 eingeführt sein[1]); zwar wird sie 1668 aus Norfolk erwähnt, ohne daß ihrer Einführung gedacht wird, doch weist Bennett (a. a. O.) darauf hin, daß *Oryza clandestina* erst 1863 nach Surrey kam, jetzt aber am Kanal wie urwüchsig lebt. Es spricht daher die jetzige weite Verbreitung des Kalmus in Deutschland keineswegs gegen seine Einführung. Im Gegenteil läßt sich seine strahlenförmige Ausbreitung in Mitteleuropa von Wien aus nachweisen; seine Anspruchslosigkeit bewirkt, daß er später wie eine einheimische Pflanze betrachtet wird, so durch Pancovius i. J. 1654 für Brandenburg. Schon vom Beginn des 17. Jahrhunderts ist er in Deutschland vollkommen eingebürgert, während er in Frankreich noch heute selten ist (31).

Außerhalb Europas kommt der echte Kalmus im tropischen und subtropischen Ostasien, im östlichen Sibirien[2]), in Ostindien, sowie im atlantischen Nordamerika und auf der Insel Réunion vor (1). Diesen Vorkommnissen lassen sich nach Engler (11) noch anschließen: Westsibirien, der außertropische Himalaya, das Präriengebiet von Nebraska und Kansas, sowie als Anbaugebiete außer Bourbon noch Rio de Janeiro. Mehrere etwas von unserer abweichende Formen sind in Asien, besonders im Südosten beobachtet (11), eine fa. *terrestris* (nach O. Kuntze, Revisio generum plantarum) auf Java, die auch F. v. Müller[3]) vom Südkap Neuguineas nennt.

Als Arzneipflanze ist der Kalmus in Asien gleichfalls in Gebrauch, so bei den Ainos und in Indien[4]); er gehört zu den Heilpflanzen der ältesten chinesischen Pharmakopöen[5]), wird aber auch in Amerika als Arznei verwendet, z. B. bei den Cree-Indianern.[6]) Da er im Altertum natürlich nur aus Asien nach Europa gebracht werden konnte, dahin auch alle ältesten Heimatsangaben deuten, wird er wohl auch von dort in Europa eingewandert sein; die genaue Heimat und der Weg seiner Wanderung läßt sich nicht überall sicher nachweisen. Wir wissen nur, daß er nach Konstantinopel aus Kleinasien eingeführt wurde; von der türkischen Hauptstadt hat er dann den Weg in die Gärten von Westeuropa

---

kleinen Gebirge befinde sich ein mittelgroßes Tal und ein ansehnlicher See. Dort wüchsen die genannten Pflanzen in ausgetrockneten Sümpfen. Man hat später den See von Tiberias oder Genezareth für den von Theophrast gemeinten erklärt, aber Burkhardt (Reisen II, 559) hat an denselben zwar Binsen und hohes Rohr, aber weder Kamelheu noch Kalmus gefunden. Noch weniger findet sich dort *Sweertia chirata*. die Alpinus ebenfalls dorthin versetzt. Stapf (S. 306) denkt an den See Huleh, der gewöhnlich, (obwohl nach Wetzstein fälschlich) mit dem Merom der Bibel identifiziert wird, der übrigens ebensowenig wie das „Galliläische Meer" unmittelbar jenseits des Libanon liegt. Vielleicht haben neuere Forschungen nach aromatischen Glumaceen an Seen und Sümpfen des inneren Syriens ein besseres Ergebnis. Ich kann die Angabe des Theophrast nicht wie Stapf für ganz unbegründet halten, sondern würde nicht überrascht sein, wenn *Cymbopogon schoenanthus*, der ja noch in Mesopotamien vorkommt, auch in der Syrischen Wüste bis in die Nähe des Berglandes oder selbst im alten Coelesyrien, der heutigen Beka'a wieder aufgefunden würde. — P. Ascherson.

[1]) A. Bennett in Journ. of Botany, vol. 41, 1903. S. 23 f.

[2]) Aus dem Altai- und Sajangebirge wird er von Martjanow (Botan. Jahresber. Bd. 15. 1887. 2. Abt. S. 141) genannt.

[3]) Descriptive notes on Papuan plants, 8. S. 51.

[4]) Botan. Jahresber. Bd. 22, 1894. 2. Abt. S. 395 u. 400.

[5]) Botan. Jahresb. Bd. 23, 1895. 2. Abt. S. 362.

[6]) Das., Bd. 25, 1897. 2. Abt. S. 65.

gefunden und sich rasch eingebürgert. Da aber die einzige Gattungsgenossin unseres Kalmus in Südostasien einheimisch ist, da die einzige dieser Gattung bisher für näher verwandt gehaltene[1]) Art (*Gymnostachys anceps*) in Ost-Australien vorkommt, deutet auch der Ursprung der ganzen Gruppe *Acoreae* Engl. auf Südost-Asien hin. Selbst im Himalaya bringt der Kalmus keine reifen Früchte; dies tut er erst in Südchina und dem heißen Hinterindien (31). Auch in Nordamerika ist er wahrscheinlich nicht einheimisch (11). Engler, der ähnlich wie Ascherson sich früher ablehnend gegen die Ansicht der Einführung des Kalmus durch den Menschen in Europa verhielt, neigt auch gleich diesem jetzt einer solchen Ansicht zu und spricht daher in seiner neuesten Arbeit (11) die Meinung aus, daß es wahrscheinlicher, „daß die Verbreitung von Ostindien her über den Südrand des Kaspischen Meeres, als von Ostasien durch Sibirien nach Europa hin erfolgt ist". Diese Ansicht wird durch die Verbreitung der nächsten Verwandten gestützt. Aber natürlich braucht die Art nicht auf dem ganzen Wege erst durch den Menschen verbreitet zu sein; sie kann auch z. T. selbständig gewandert sein. Ob sie wirklich dabei selbständig bis SO.-Europa vorgedrungen, da Clusius angibt, daß sie von Wilna ostwärts vorkomme, also wirklich durch Tataren weiter verbreitet sei (15), wird sich schwer heute feststellen lassen. Dann wäre ja denkbar, daß das Akoron des Dioskorides und Plinius aus dem pontischen Gebiet tatsächlich zu unserem Kalmus gehöre.

Dort wächst er heute in ähnlichen Beständen wie bei uns, nämlich in Sümpfen des Riondeltas unter *Alnus glutinosa* und Weidengebüsch mit Rohr, Schilf, *Typha* und sauren Gräsern (Radde, 12) und in Talysch mit Schilf, *Typha*, *Butomus* und *Iris pseudacorus*; denn alle diese werden (neben *Scirpus lacustris* und *maritimus*, sowie *Sparganium* und anderen) als bezeichnende Pflanzen des Röhrichts in Deutschland genannt (36; vergleiche für Mitteldeutschland auch 12). Aus Westpreußen nennt Graebner (12) den Kalmus, der dort viel häufiger ist als in Brandenburg, neben *Equisetum limosum*, *Juncus obtusiflorus*, *Mentha aquatica* u. a., und aus ganz ähnlich zusammengesetzten Beständen nennt ihn Lucks vom Gebiet der Linau[2]), wo er als „natürliches Produkt" geerntet wird. Auch die Rokitnosümpfe tragen als Leitpflanzen *Phragmites*, beide *Typha*, *Scirpus lacustris* und *Acorus*. Um endlich auch noch ein paar Beispiele aus dem Westen zu geben sei hervorgehoben, daß als Sumpf- und Uferpflanzen des Vogelsbergs Spilger[3]) nennt: *Typha*- und *Sparganium*-Arten, *Acorus*, *Alisma plantago* und *parnassifolium*, *Sagittaria*, *Butomus* und *Triglochin*-Arten. Als Angehörige eines „Reedswamp", also eines Bestandes, der unserem Röhricht entspricht, nennt W. G. Smith[4]) *Lythrum salicaria*, *Iris pseudacorus*, *Typha latifolia*, *Sparganium ramosum*, *S. simplex*, *Acorus*, *Alisma plantago*, *Sagittaria*, *Butomus*, *Phragmites*, *Glyceria aquatica*, *Equisetum limosum*, *E. palustre* und *maximum*. Wir sehen daher den Kalmus in weit getrennten Gebieten fast immer in gleicher Gesellschaft. Selbst in Idaho treten mit ihm ähnliche Pflanzen auf, nämlich *Scirpus lacustris*, *Sparganium eurycarpum*, *Potentilla palustris* und *Typha latifolia*[5]). Trotzdem er vermutlich nicht urwüchsig in Europa, mindestens nicht innerhalb des größten Gebietes unseres Erdteils ist, hat er sich doch in be-

---

[1]) Mücke (31) bezweifelt nach der Untersuchung der Samen die nahe Verwandtschaft von *Acorus* und *Gymnostachys*.

[2]) Jahresber. d. westpreuß. Lehrerver. f. Naturk. 1. Bd. 1905. S. 13.

[3]) Flora und Vegetation des Vogelsbergs. Gießen 1893. S. 43.

[4]) Geographical distribution of the vegetation in Yorkshire, S. 21.

[5]) Leiberg, Contributions from the U. S. National Herbarium. Vol. 5, S. 30. — Über ähnliche Bestände in Virginien vgl. S. 437.

stimmten Beständen so fest angesiedelt, daß er mit diesen jetzt sich ausbreitet. Die Mehrzahl seiner Begleiter sind durch Grundachsen ausdauernde Pflanzen. Während aber bei diesen die Grundachse nur nebensächlich als Verbreitungsmittel dienen kann und sie vorwiegend auf die Verbreitung durch den Wind angewiesen sind, fällt diese Fortpflanzungsart für den Kalmus in Europa fort, da noch nie hier keimfähige Samen beobachtet sind. Dies erklärt auch sein zerstreutes Auftreten in manchen Gebieten. Seine trotzdem weite Verbreitung zeigt, ein wie gutes Verbreitungswerkzeug auch die Grundachse ist. Obwohl darüber keine Beobachtungen vorzuliegen scheinen, ist doch wahrscheinlich, daß bei der Verbreitung der Erdsprosse außer dem Menschen auch Tiere, besonders Vögel, vielleicht örtlich auch das Wasser eine Rolle spielen.

Da der Kalmus in Europa nirgends keimfähige Samen zu bilden scheint, lagen bis vor kurzem Beobachtungen über seine Keimung[1]) nicht vor. Aber Mücke (31) beobachtete die Keimung von *A. gramineus*, die mutmaßlich der von *A. calamus* sehr ähnlich ist (Fig. 1). Nach seinen Beobachtungen quellen die Samen schwer auf und nehmen eine fleischige, weiche Beschaffenheit an. Nach etwa 10 Tagen erfährt der Kotyledon eine starke Streckung und schiebt das Radicularende mit der Plumula zwischen dem Haarkranz aus den Samenschalen heraus. Hat das Keimblatt sich auf das 4—6fache seiner ursprünglichen Länge gestreckt, so biegt es sich unter der Plumula derart, daß das Radicularende dem Substrat zugekehrt wird, und aus dem Keimspalt tritt sehr bald der 2zeilig beblätterte Sproß, von einer kleinen Scheide umgeben, heraus. Nach der Anlage von 3—4 Blättern beginnt sich das primäre Würzelchen zu strecken, wächst sehr schnell in die Länge und bildet einige wenige Seitenwurzeln von geringer Entwicklung. Gleich unter dem hypokotylen Gliede bilden sich dann weitere Adventivwurzeln. Es entspricht daher die Keimung dem von Klebs (**101**) aufgestellten Typus I, und hat viel Ähnlichkeit mit der von *Iris pseudacorus*. Nur die Streckung des Keimblatts ist bei *Acorus* eine ungleich bedeutendere, und das Wachstum der Wurzel tritt hier erst nach Entfaltung einiger Laubblätter ein.

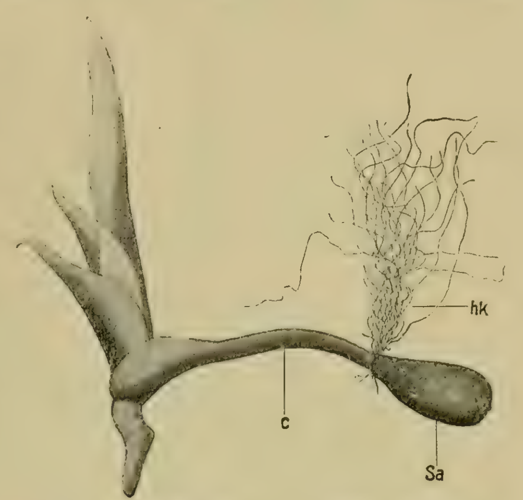


Fig. 1. Keimpflanze von *Acorus gramineus*, ca. 6 Monate nach der Aussaat, ca. 8 : 1. c Kotyledo, Sa Same, hk dessen Haare. (Nach Mücke.)

An dem Pflänzchen bleibt noch einige Zeit das Keimblatt mit der Spitze in den leeren Samenschalen steckend, erhalten, bis es abstirbt. Aus den Blattachseln beginnen nun Seitensprosse hervorzubrechen, deren Blattstellungsebene mit der des Hauptsprosses zusammenfällt. Die Seitensprosse sind dem Hauptsprosse an Wachstumsintensität überlegen, sodaß sie ihn bald an Größe übertreffen. Während ihrer Ausbildung beginnt eine seitliche Neigung der Pflanze nach dem Boden zu, welche schließlich soweit führt, daß das Sproßsystem sich mit einer Fläche dem Boden anschmiegt. Wenn endlich die Seitensprosse etwas erstarkt sind, treiben sie auf der dem Boden zugewendeten Seite neue Bei-

[1]) Für das verwandte *Anthurium* hat sie Engler beobachtet.

wurzeln, während ihre Spitzenteile sich schräg in die Höhe richten. Damit ist dann im wesentlichen der Bau der Sprosse erwachsener Pflanzen erreicht.

Die Benützung der Erdsprosse des Kalmus für ärztliche Zwecke und ihre häufige Verwechselung mit solchen anderer Pflanzen haben frühzeitig zur Untersuchung der Sprosse geführt. Von den in der Tracht ähnlichen Erdsprossen der *Iris*-Arten[1]) lassen sich die des Kalmus leicht durch den Geruch und die am Grunde rötlich gefärbten Blätter und Blütenstengel unterscheiden (1). Goebel (**55**, S. 77) bezeichnet die kriechenden Sprosse als bilateral und die Stellung der Blätter als Profilstellung (S. 494). Bis zur Anlage der Blütensprosse ist die

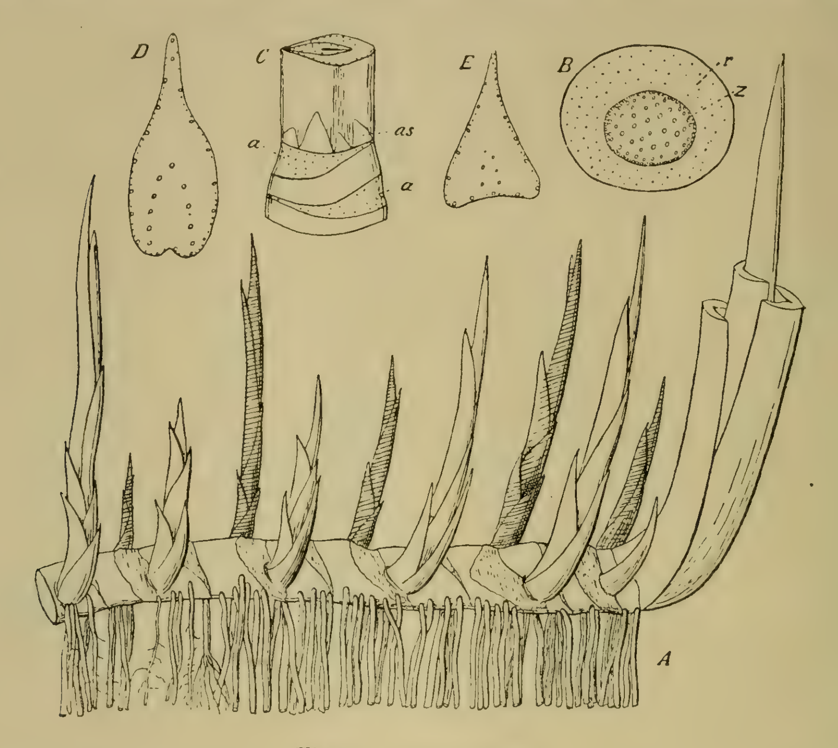


Fig. 2. *Acorus calamus.*

A Jüngster Teil eines Rhizomes im Herbst, ca. 3:8; neue Sprosse in den Achseln aller abgestorbenen Blätter, deren hinterlassene Narben man sieht; die noch lebenden Blätter sind etwas über ihrem Grunde abgeschnitten. B Querschnitt des Rhizomes, 1:1; r Rinde, z Zentralzylinder, die schwarzen Punkte bezeichnen kleine, die Kreise große Gefäßbündel. C Spitze des Rhizomes von oben gesehen, 1:1; a a Blattnarben mit Gefäßbündeln, as Achselschuppen. D Querschnitt des Stengels etwas unterhalb des Blütenstandes, ca. 3:1. E Querschnitt des Hüllblattes oberhalb seines Grundes, ca. 3:1. Die schwarzen Punkte und Kreise sind Gefäßbündel-Querschnitte. (Nach Raunkiaer.)

Verzweigung monopodial. Dabei können die Grundachsen (Fig. 2) eine beträchtliche Länge erreichen, denn der jährliche Zuwachs mit mehreren 1,5—3 cm langen Stengelgliedern ist sehr groß, und die einzelnen Jahrgänge leben ziemlich lange (**154**, S. 282). Die Grundachse stirbt dann, ohne sich zu verdicken, allmählich von hinten her ab.[2]) Sie ist etwas flachgedrückt und zeigt einen großen Unterschied zwischen Ober- und Unterseite; jene ist mit Blattnarben, diese mit Beiwurzeln besetzt (30). Die Blattnarben sind so gerichtet, daß ihre Mittellinien

[1]) Noch Brunfels hielt *Iris pseudacorus* für den echten Kalmus (31).

[2]) Beketoff nach Botan. Jahresber. Jahrg. 2. 1874. S. 528.

in einer wagerechten Ebene liegen (13. S. 108), die kräftigen Wurzeln wenig verzweigt. Mücke (31) beobachtete in Straßburg unmittelbar aus Indien eingeführte Sprosse, deren Grundachsen etwas schwächer und deren Blätter etwas schmäler waren, als bei den hiesigen Pflanzen; es fehlte die bezeichnende Fältelung der Blattspreiten fast ganz. Auch war ihr Duft weniger stark und trat nur im Sonnenschein hervor. Schließlich welkten die Blätter zum Zweck des Eintrittes in die Winterruhe nicht regelmäßig ab, wie bei unserm Kalmus, sondern blieben frisch und grün, bis sie durch starken Frost getötet wurden. Ihr Austreiben fand im Frühjahr statt, sobald nur einigermaßen günstige Witterung begann, während unser Kalmus erst Ende April sich zu regen beginnt. Die Blüte der indischen Pflanze kam erst sehr spät, Ende Juli bis Anfang August, wenn der europäische Kalmus verblüht war. Wurde die indische Pflanze im Warmhaus gehalten, so trat gar keine Winterruhe ein, und es wurden schon im Februar Blätter erzeugt, während unser Kalmus auch im Warmhaus im Winter sich in die Erde zurückzog.

Die Wurzeln bilden ziemlich regelmäßige Schrägzeilen und finden sich in größter Zahl gleich unter den Seitensprossen; sie sind, wie bei allen *Pothoideen* (vom Keimzustande abgesehen) nur Beiwurzeln, erreichen eine Dicke von über

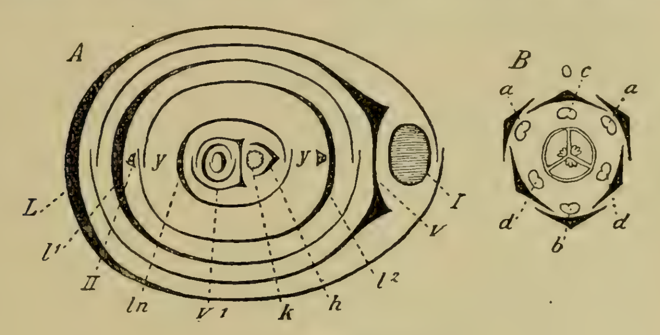


Fig. 3. *Acorus calamus.*

A Diagramm der Verzweigungsweise. Der Sproß in der Achsel des Laubblattes L an der Achse I beginnt mit einem adossierten Vorblatt V, worauf sogleich die Laubblätter l_1 und l_2 folgen, deren erstes jedoch klein und unvollkommen ist; y y bezeichnet eine unbestimmte Zahl von Laubblättern. Die Laubblätter stützen neue Achselsprosse II; der Sproß endet in einen Kolben k mit einem Hüllblatt h; das letzte Laubblatt ln stützt eine Kraftknospe, die in der Wachstumsrichtung des Muttersprosses als Verjüngungssproß auswächst. — B Diagramm einer Blüte; die Buchstaben bezeichnen die häufigste Reihenfolge des Aufspringens der Antheren. (Nach Raunkiaer.)

3 mm und entsenden dünne Seitenwurzeln. Der Scheitel der Beiwurzeln besteht wie bei *Stratiotes* und *Alisma*, aus drei ursprünglichen Gewebeschichten, Wurzelhaube, Rinde und Zentralzylinder, doch entwickeln sich nur bei *Acorus* die luftführenden Rindenschichten in zentrifugaler Richtung[1]), Rinde und Epidermis dagegen besitzen gemeinsame Initialzellen am Scheitel.[2]) In der Wurzelhaube, die nach Janczewski[1]) aus einer kalyptrogenen Schicht hervorgebracht wird, findet, wie nur bei wenigen Monokotyledonen, dagegen meist bei den Dikotyledonen, Säulenbildung statt, doch in beschränkterer Weise und später als bei Dikotyledonen.[3]) Die Wurzelrinde von *A. calamus* ist schwammig und von Interzellularräumen durchsetzt, während dem in trocknem Boden wurzelnden *A. gramineus* solche Interzellularen fehlen (11, S. 10; 28, S. 7). Die Rinde ist

[1]) E. v. Janczewski nach Botan. Jahresber. Jahrg. 3. 1875. S. 404.

[2]) L. Kny, Wandtafeln für Pflanzenkunde, Text zu Taf. 17.

[3]) H. G. Holle. Über den Vegetationspunkt der Angiospermenwurzeln, insbesondere die Haubenbildung. Botan. Zeitung. Bd. 34. 1876. S. 259.

bei beiden Arten von einer mehrschichtigen Epidermis überzogen, die an jungen Wurzeln von *A. calamus* 3 Schichten stark ist. Die Zellen der beiden inneren Schichten greifen zickzackartig ineinander und sind radial gestreckt, die äußerste Schicht zeigt rundliche Zellen. Bei älteren Wurzeln fehlen die beiden äußeren Schichten, man sieht aber deutlich die Reste der abgeworfenen Lagen. Unter der epidermalen Schicht liegt ein hyalines Hypoderm. Die Innenrinde, deren Zellwände wie die der zunächst um sie herum gelagerten Zellschichten aus Zellulose bestehen, besitzt ebenso wie die Rinde der Grundachse eine große Zahl, bis über 15 Kreise von engen, der Länge nach verlaufenden Luftgängen, die durch einschichtige Wände getrennt sind; auf dem Querschnitt sind ihre Zellen abgerundet, auf dem Längsschnitt länglich, etwa 2—4mal so lang wie breit (**154**). Sowohl gegen die Außenrinde wie gegen den Zentralzylinder hin sind die Luftgänge weniger weit. Das Gefäßbündel ist polyarch, wie bei den meisten *Araceen* von typischem radialem Bau und von einer Schutzscheide umgeben; es wechseln (auf dem Querschnitt) die Gefäßteile mit den Siebteilen ab. In den Gefäßteilen sind die Gefäße so angeordnet, daß die kleinsten sich in der Peripherie des axilen Zylinders befinden, während sie nach der Mitte hin weiter werden (28). Verdickung der Endodermiszellen, wie sie nach Russow[1]) bei *Acorus* vorkommen soll, haben weder Schwendener[2]) noch Lierau (28) gesehen. In einzelnen Rindenzellen findet sich nach Lierau jenes gelbliche, ätherische Kalmusöl, welches der ganzen Pflanze den eigentümlichen Geruch verleiht. Deutsche Grundachsen liefern bis zu $2^{1}/_{6}$ % Öl. Der Geruch wird nach Thoms und Beckström durch einen Asarylaldehyd bedingt. Ferner kommt in den Grundachsen in geringer Menge das sehr bittere Acorin vor, welches nach Thoms und Beckström ein Glykosid von der Formel $C_{36}H_{60}O_6$ ist, weiter Cholin, und innerhalb eigener Idioblasten ein Gerbstoff.[3])

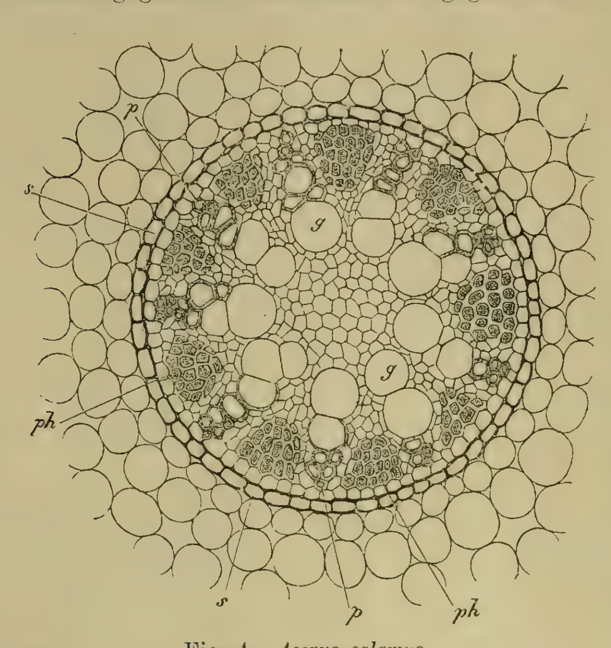


Fig. 4. *Acorus calamus.*
Querschnitt durch den Zentralzylinder der Wurzel mit dem umgebenden Rindengewebe.
s Schutzscheide, pp enge äußere, gg weite innere Gefäße, ph Siebteile; vergr. (Nach Sachs.)

Auf dem Querschnitt der Grundachse sind 2 scharf getrennte Teile sichtbar, nämlich eine lockere schwammige Rinde und ein festerer Zentralzylinder, von denen jeder die Hälfte des Querschnittes einnimmt. Die Dorsiventralität

---

[1]) E. Russow. Betrachtungen über die Leitbündel und die Grundgewebe. Dorpat 1875.

[2]) Sitzungsber. der kgl. Akad. d. Wiss. Berlin. Bd. 42. S. 903.

[3]) Näheres bei Flückiger, Pharmakognosie des Pflanzenreiches. Czapek, Biochemie und Lit. **80**.

macht sich insofern auch im inneren Bau geltend, als der Zentralzylinder näher der Unter- als der Oberseite liegt. Innerhalb der kleinzelligen, mit dicken Außenwänden versehenen Oberhaut liegt zuerst eine schmale Parenchymschicht mit kleinen Interzellularräumen und mit wenig verdickten Wänden. Abgesehen von dieser Außenrinde besteht die Hauptmasse sowohl der Rinde als des Zentralzylinders aus lockerem Grundgewebe mit zahlreichen, engen Luftgängen, deren Scheidewände nur von einer einzigen Zellschicht gebildet werden, welche außer Stärke, Schleim und Gerbstoff noch Kalmusöl enthält. In der Rinde finden sich größere oder kleinere, von mechanischem Gewebe begleitete Gefäßbündel (**154**). Die Axillarbündel breiten sich, reich verästelt, auf der zugehörigen Längshälfte des Hauptsprosses weit nach abwärts aus und bilden mit den Bündeln der Zylinderoberfläche verflochten und stellenweise vereinigt, ein dichtes, gegen die Rinde scharf abgesetztes Stranggeflecht (6, S. 323). Es verlaufen in der Grundachse zahlreiche vereinzelte Faserstränge (6, S. 436). Im Gegensatz zu vielen anderen

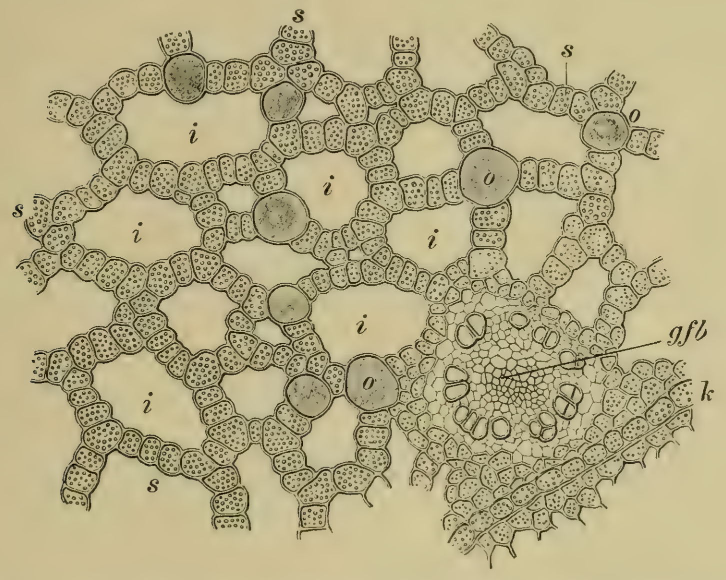


Fig. 5. *Acorus calamus.* Querschnitt durch einen Teil des Rhizomes.
k Endodermis, s Stärke führendes Parenchym, i Interzellularräume, o Ölzellen, gfb Gefäßbündel. 110:1. (Nach Tschirch.)

Araceen fehlen Milchsaftgefäße ganz in den Strängen von *Acorus* (10, S. 8); dafür sind aber Zellen vorhanden, die Schleim und Gerbstoff, nicht aber, wie Van Tieghem (40, S. 174) angibt, Öl absondern; das Xylem umschließt das Phloëm vollständig (10). Den näheren Verlauf der Gefäßbündel beschreibt Mangin (30), der z. T. durch seine Untersuchungen zu anderen Ergebnissen gelangte als Guilland (15). Durch Mangin wurde gezeigt, daß die Blattspuren, welche in einer äußeren Reihe von etwa 15—18 und in einer inneren von etwa 5—7 den Zentralkörper umgeben, die Rinde mindestens eines Internodiums der Länge nach durchlaufen und dann in den Zentralkörper eintreten. Der Zentralzylinder enthält im Innern zerstreute Bündel, am Umfang aber dichtgedrängte, welche untereinander anastomosieren und ein Netzwerk mit verlängerten Maschen bilden, das Mangin als „Wurzelnetz" bezeichnet und welches den stammeigenen Strängen Guillands entspricht. Das parenchymatische Grundgewebe des Zentralzylinders und das der Rinde kommunizieren mittels Parenchym-

streifen. Das Wurzelnetz ist nicht in allen Teilen der Grundachse gleichmäßig entwickelt, am stärksten in einer schiefgerichteten, von einer Knospe zur nächsthöheren verlaufenden Linie. In ihrem Verlauf zu dieser Knospe hin drängen sich die Bündelanastomosen zusammen, nehmen fast parallele Richtung an und, während ein Teil von ihnen in die Knospe eintritt, vereinigt sich der andere Teil mit dem Netze der Gegenseite. Mangin bezweifelt, da er mehrfach den Eintritt der Blattspuren in den Zentralzylinder und ihre Verschmelzung mit einem Bündel von diesem fesstellen konnte, die Angabe De Barys von einem Übergang eines Bündels „der Zentralregion“ in ein „Blattbündel“, d. h. eines konzentrisch gebauten in ein kollaterales, und zeigt, daß die ganze Blattspuren führende Zone der Grundachse morphologisch dem Blatt zuzurechnen sei.

Unter den im peripherischen Rindenparenchym gelegenen Bündeln unterscheidet Mangin dicke, in radialer Richtung verlängerte und kollateral gebaute von anderen kleineren, die rein fibrös sind oder aus wenigen Bast- und Holzzellen bestehen, und zwischen den vorigen zerstreut oder nach der Peripherie zu gedrängt liegen. Der von einer Schutzscheide umgebene Zentralzylinder enthält dicht gestellte, peripherische Stränge von kreisförmigem Querschnitt und konzentrischem Bau — Phloëm in der Mitte, ein Kreis von Gefäßen ringsum und außen noch ein oder zwei Holzparenchymschichten — und ovale, zentrale Bündel, deren mächtiger entwickelte Seite inmitten eines Gefäßringes und einer bis zwei Schichten von Holzparenchym eine Phloëmpartie enthält, während auf der schwächeren Seite das Holzparenchym überwiegt und nur mit einigen Tracheen durchmengt ist. Zwischen beiden Bündelformen existieren Übergänge. Es kommen auch Bündel mit 2 oder 3 Phloëmgruppen vor, die aus der Verschmelzung von 2 oder 3 Bündeln hervorgegangen sind. Zwischen der Schutzscheide und den peripherischen Bündeln des Zentralzylinders treten Bündel auf, die dem Wurzelnetz angehören. Die rhizogene Schicht, in welcher die Beiwurzeln ihren Ursprung nehmen, sieht Mangin als Fortsetzung des Wurzelkambiums in den Stengel an.

Mangin (30) stellte ferner fest, daß die Blattspuren von der Blattnarbe aus in 2 Reihen, einer äußeren halbmondförmigen und einer inneren bogenförmigen, in das Rhizomparenchym eintreten; sie durchziehen dies in der Ausdehnung eines Internodiums und treten wenig unterhalb der nächsten Knospe, nachdem sie sich dem Zentralzylinder genähert haben, in diesen durch die Maschenlücken seines Fibrovasalnetzes ein. Im Zentralzylinder nähern sie sich seiner Achse und verschmelzen dann sämtlich mit konzentrisch gebauten Strängen. Zuerst gehen die Bündel der inneren Blattspurreihe, dann von den äußeren Strängen die am meisten seitwärts stehenden und schließlich die mittleren Bündel die Verschmelzung ein.

Die Verschmelzungsstellen sämtlicher, zu einem Blatt gehöriger Bündel liegen auf 2 krummen Oberflächen übereinander; die obere Kurve wird durch Stränge der Innenreihe, die untere durch die der Außenseite gebildet. Oberhalb dieser Flächen haben die Bündel die kollaterale Struktur der Blattstränge, unterhalb dagegen nehmen sie allmählich den konzentrischen Bau[1]) der Stränge des Zentralzylinders an. Mangin nennt den Teil des Bündels oberhalb der Verschmelzungsstelle die „Blattregion“, den unteren die „Stengelregion“ des Bündels. Von den Verschmelzungsstellen aus wenden sich die Stränge der inneren Blattspurreihe innerhalb des Zentralzylinders nach außen und erreichen 2 Internodien tiefer den Umfang. Von den Bündeln der äußeren Reihe erreichen die am meisten seitlich gelegenen den Umfang zuerst, die mittleren erst sehr spät, alle

[1]) M. Moebius bildet die Bündelteilung (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 5. 1887. Taf. 2, Fig. 6) ab. Der obere konzentrisch gebaute und der untere kollateral gebaute Teil werden noch von einer gemeinsamen sklerenchymatischen Scheide umgeben (S. 4).

oder fast alle verschmelzen mit peripherischen Bündeln. Die Blattspuren, welche an dritter Stelle rechts und links von der Blattmitte stehen, durchsetzen den Zentralzylinder der Grundachse und vereinigen sich dann mit 2 Spuren des nächsthöheren Blatts, die rechts und links von seiner Mittellinie stehen. Auch die kleinen, z. T. aus Bast und Holz, z. T. nur aus Bast bestehenden Bündel haben einen ähnlichen Verlauf wie die größeren. Im Gegensatz zu Falkenberg (14) bestreitet daher Mangin, daß Blattspuren vorhanden seien, die der Oberfläche des Zentralzylinders parallel gehen.

Der Blütenstandträger hat zweierlei Bündel, eine äußere Reihe kollateraler und eine innere konzentrisch gebauter. Die Bündel der beiden Reihen, von denen die innere einer Achse, die äußere einer mit dieser Achse verschmolzenen Blattscheide anzugehören scheint, durchlaufen nach ihrem Eintritt in die Grundachse das Rindenparenchym eines Internodiums und treten unterhalb der nächsten Knospe in den Zentralzylinder ein, ohne Anastomosen abzugeben oder aufzunehmen; sie durchziehen dann parallel und gedrängt ohne Änderung ihres Baus ein zweites Internodium; darauf verschmelzen die Bündel der äußeren Reihe mit denen der inneren, und die so hergestellten Bündel entfernen sich wieder von einander, indem sie sich dem Umfang des Zentralzylinders zuwenden (30).

Die Blätter, die mit Ausnahme des ersten Blattes vom Sproß, des Vorblattes, sämtlich Laubblätter sind, stehen in 2 Reihen, rechts und links an der Achse, doch nicht mitten auf den Flanken, sondern nach der Mittellinie der Oberseite etwas zusammengerückt. Auch die Achselknospen der Blätter fallen nicht in die Mittellinie, sondern die Knospen der successiven Blätter konvergieren stark nach unten, während die Spreiten der Tragblätter nach oben konvergieren (10, S. 19).

Die Seitensprosse, die aus allen Blattachseln hervorgehen können, haben ganz den gleichen Bau wie die Muttersprosse: auf das rückenständige 2kielige Vorblatt, dessen Ränder denen des Tragblattes entgegengerichtet sind (9, S. 170), folgen sofort 2zeilige Laubblätter mit entgegengesetzt gerollten Scheiden. Innerhalb des Blattgrundes sitzt ein Kranz von Achselschuppen. An der Grundachse stärkerer Pflanzen stehen sie ringsum in der Blattachsel zu ungefähr 8—10; am Grunde, wo sie oft miteinander durch einen niedrigen Rand verbunden sind, sind sie breiter, nach oben, wo sie bald zugerundet, bald abgestutzt, manchmal auch etwas eingerissen sind, werden sie schmäler. Auch in der Achsel der Spatha finden sie sich, sowie in den Achseln der scheidenförmigen Niederblätter, mit denen die schwächeren Sprosse beginnen; dieser letzte Umstand, wie der, daß gewöhnlich die zunächst unter der Achselknospe stehenden Schüppchen mit dem einen Rande etwas zwischen die Knospe und die Mutterachse hineingeschoben erscheinen, läßt neben andern Gründen erkennen, daß in ihnen kein der Ligula entsprechender Teil zu sehen ist (21).

Bei regelrechter Ausbildung beschließen die Sprosse ihr Wachstum durch Hervorbringung eines bis über meterhohen, aufrechten Stengelgliedes mit kolbenförmigem Blütenstand an der Spitze. Der Kolben ist endständig, wird aber durch das aufrechte, schwertförmige, laubblattartige Hüllblatt zur Seite gedrängt; dieses Blatt, das mit dem letzten Blatt der Grundachse abwechselt, bildet gleichsam eine Fortsetzung des Stengels, dem es auch in seinem Bau ähnelt (154). Die bald weiter wachsende Hauptknospe in der Achsel des letzten Grundachsen-Laubblattes hat ein dem Blütenstengel mit der 2kantigen Rückenseite zugewendetes, langes Vorblatt. Vor und unter der Hauptknospe steht meist eine accessorische kleine Knospe (19). Die Hauptknospe wächst zu einem Verjüngungssproß aus, der eine unmittelbare Fortsetzung des Muttersprosses bildet (Fig. 3 A).

Die Teile der Pflanze, die über die Wasserfläche herausragen, sterben im Herbst ab, aber die Scheiden der abgestorbenen Blätter bleiben als Schutzhülle um die für das nächste Jahr bestimmten Laubblätter lange sitzen (**154**).

Die bis über 1 m langen, meist 0,6—1,5 cm breiten, aufrechten Laubblätter sind zusammengedrückt, schwertförmig, lineal oder lineal-lanzettlich und haben eine obere und untere Kante, eine linke und rechte Fläche. In seinem untersten, rötlich gefärbten Teil ist das Blatt ziemlich dick, so daß es dem Druck des Windes genügend Widerstand leisten kann; der dickste Teil des Querschnitts liegt näher der Unter- als der Oberseite; nach der Spitze zu wird das Blatt allmählich immer dünner. Häufig zeigen die Blätter eine quere Fältelung ihrer Spreite.

Wie bei den Blättern von Binsen und anderen Wasser- und Sumpfpflanzen wies Duval-Jouve für die von *Acorus calamus* Querplatten nach, die über mehrere Lücken gehen. Die Blätter sollen in dieser Beziehung denen von *Sagittaria*, vor allem aber denen des gleichfalls Sümpfe bewohnenden *Cyperus papyrus* gleichen.[1])

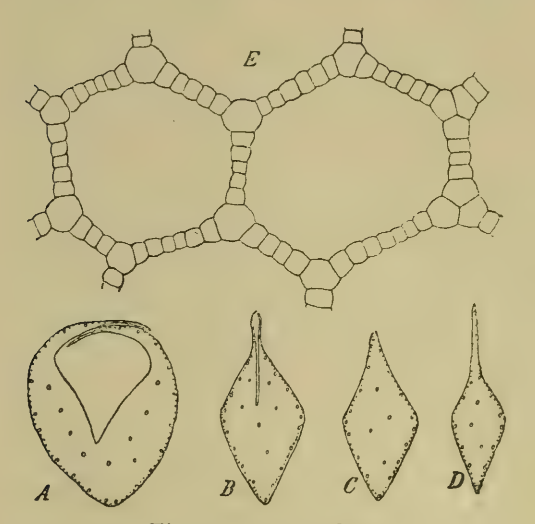


Fig. 6. *Acorus calamus.*
A—D Querschnitte eines Laubblattes, A in der Mitte der Scheide, B höher oben durch die Scheide, C durch den obersten Teil der Scheide, D in der Mitte der Spreite; die Punkte bezeichnen die Gefäßbündel, 3 : 1. E Luftkammern im Innern des Blattes, 130 : 1. (Nach Raunkiaer.)

Die Epidermis der langgestreckten Blätter ist sehr kleinzellig; es wechseln in ihr in die Länge gezogene mit kurzen Zellen ab, doch so, daß die letzteren oft zu 2—3 hinter einander stehen: dies sind ungeteilt gebliebene Spaltöffnungs-Mutterzellen. Die Entwickelung der großen Zellen schildert Dalitzsch ausführlich für *A. gramineus* und vergleicht damit teilweise *A. calamus.* Bei beiden Arten tritt nur je eine Nebenzelle an den Flanken der Spaltöffnungen auf (5). Unterhalb der Epidermis liegt ringsherum ein 4—6 Zellschichten mächtiges, rundzelliges Grundgewebe; seine äußerste Zellschicht ist etwas verschieden von den übrigen, indem ihre Zellen etwas ärmer an Blattgrün sind und eine etwas andere Gestalt haben als die anderen, reichlich Blattgrün enthaltenden Zellen. In diesem Blattgrün führenden Gewebe liegt eine Reihe von Gefäßbündeln, einige wenige große und zwischen ihnen zahlreiche kleine. Die großen Gefäßbündel haben Bastbeläge sowohl auf der Außen- als Innenseite, die kleinen dagegen nur auf der Außenseite. Zwischen je 2 großen Bündeln finden sich der Regel nach etwa 15 kleine; diese sind wieder etwas verschieden in der Größe, und größere und kleinere wechseln mit einander in regelmäßiger Weise ab. Eine Ausnahme von dieser regelmäßigen Abwechselung von je einem großen und 15 kleinen Gefäßbündeln kann an der stumpfen Kante stattfinden, die auf jeder Blattfläche vorhanden ist; denn selbst wenn der Gefäßstrang, der außen vor jeder dieser Kanten liegen müßte, nach

[1]) J. Duval-Jouve. Diaphragmes vasculifères des Monocotylédones aquatiques. Vgl. Botan. Jahresber. Jahrg. 1. 1873. S. 196 f.

der Zahl bei der Berechnung ein kleiner Gefäßstrang sein müßte, ist er doch immer fast ebenso groß und ebenso gebaut wie das große Gefäßbündel (154).

Das Blatt von *A. calamus* zeigt nach De Bary (6) eine Übergangsform zwischen 2 Modifikationen des zentrischen Blattbaus. Nahe am Blattrand entspricht es der ersten Modifikation genau, denn dort ist die ganze Parenchymmasse Chlorophyllparenchym. Je näher man jedoch der Mittelrippe des Blatts kommt, um so deutlicher setzt sich eine chlorophyllfreie, von weiten Lufträumen durchsetzte Mittelschicht von einer peripherischen Chlorophyllparenchymzone ab, bildet also einen Übergang zu der anderen Modifikation, der das Blatt von *A. gramineus* angehört, und die dadurch gekennzeichnet ist, „daß das Gesamtorgan aus einer mehrschichtigen, peripherischen Chlorophyllparenchymzone aufgebaut wird, welche mehr oder weniger scharf von einem ihr ungleichen Mittelteil abgesetzt ist" (5). In einzelnen Zellen des lacunösen Parenchyms von *A. calamus* kommen hellglänzende rundliche Klumpen vor, wie in den großen Epidermiszellen von *A. gramineus* (5). Das Innere des Blatts nehmen 5—6kantige Luftkammern ein, deren Wände aus einer Zellschicht bestehen (Fig. 6 E); die Längswände sind dicht, zwischen den Querwänden der Zellen findet sich dagegen ein kleiner Interzellularraum. In den dünnen Blatteilen sind nur 2—3 Lagen von Luftkammern, in den dicken dagegen zahlreiche. An letzter Stelle finden sich im Blattinnern zerstreute Gefäßbündel.

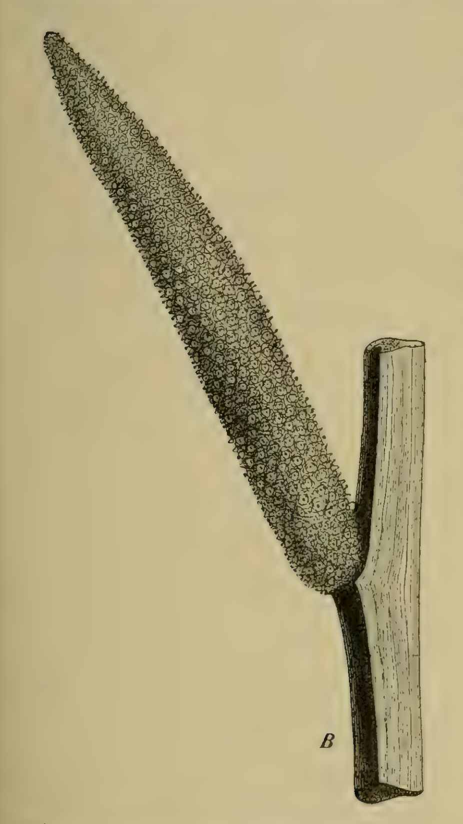


Fig. 7. *Acorus calamus*, Blütenstand; 1:1. (Nach Luerssen.)

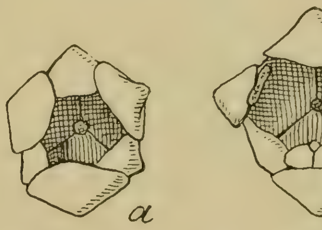


Fig. 8. *Acorus calamus*, Einzelblüten. a erster, weiblicher Zustand: Narbe entwickelt, Staubblätter unter den Perigonblättern versteckt. b zweiter, männlicher Zustand: Narbe verwelkt, von den Staubblättern haben sich 3 gestreckt und ihre Antheren geöffnet, 5:1. (Orig. Kirchner.)

Die Blätter werden vom Wasser nicht oder doch nur schwierig benetzt. Der Blüten tragende Stengel hat etwa den gleichen Bau wie das Blatt (6).

Die Blüten bedecken die Achse des bis zu 10, meist 6—8 cm langen, 1—1½ cm dicken, gelbgrün bis gelb gefärbten Kolbens (Fig. 7) seiner ganzen Länge nach in der Zahl von 7—800 und in dicht gedrängter Anordnung. Jede Blüte ist zwitterig und besitzt ein Perigon aus 6 aufrechten kleinen Blättern, welche verkehrt-eiförmig, stumpf, an der Spitze eingebogen sind. Die 6 Staubblätter haben kurze, der Länge nach aufspringende Antheren, der 3fächerige längliche Fruchtknoten trägt einen sehr kurzen Griffel mit kleiner punktförmiger, sitzender Narbe (1, 102). Die Blüten entwickeln und öffnen sich in aufsteigender Folge und sind so stark protogynisch, daß Selbstbestäubung ausgeschlossen erscheint.

denn die Narben sind bereits verwelkt, wenn die Staubbeutel der gleichen Blüte sich öffnen. Im ersten weiblichen Zustand sind die Staubblätter unter den nach innen gebogenen Perigonblättern verborgen und auf dem etwa 2 mm hohen Fruchtknoten ist die kleine rundliche Narbe empfängnisfähig und klebrig (Fig. 8 A). Später spreizen sich die Perigonblätter etwas ab und die zugehörigen, ca. 2 mm langen Staubblätter treten hervor, während ihre Antheren sich auf der Innenseite mit gelbem, haftendem Pollen bedecken (Fig. 8 B). In der Regel springen zuerst die Antheren der 3 äußeren Staubblätter auf, darauf folgen von den inneren das hintere und zuletzt die beiden vorderen. Auch Geitonogamie kann nicht spontan durch Pollenfall eintreten, weil die ersten pollentragenden Blüten tiefer stehen als die letzten im weiblichen Zustand befindlichen. Insektenbesuch ist an den Blüten nicht beobachtet worden. (**200**, **95**, **102**, **154**, Kirchner).

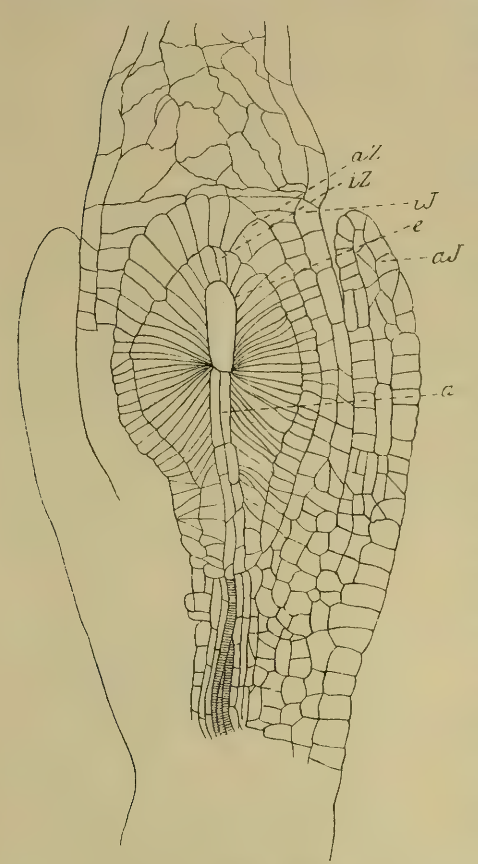


Fig. 9. *Acorus calamus.* Längsschnitt durch den Nuzellus der Samenanlage mit beiden Integumenten iJ und aJ; die Zellen der inneren Lage iZ haben sich gestreckt, a Leitungsgewebe, e Embryosackzelle. 260 : 1. (Nach Mücke.)

Somit kann man vermuten, daß eine Bestäubung in den Blüten bei uns selten oder gar nicht eintritt, aber die vielfach erwähnte Tatsache, daß in Europa noch nie die Ausbildung keimfähiger Samen und Früchte beim Kalmus beobachtet worden ist, läßt sich durch Ausbleiben der Bestäubung nicht erklären, da auch bei künstlicher Bestäubung, auch wenn für Kreuzung getrennter, und selbst in verschiedenen Erdteilen gewachsener Stöcke gesorgt wurde, niemals Samenbildung erzielt werden konnte. Die Ursache dieser Erscheinung hat Mücke (31) in der Verkümmerung der Pollenkörner und Samenanlagen aufgefunden, die infolge einer Entwickelungshemmung eintritt. Die Pollenkörner, die nach Warnstorff (**209**) gelblich, sehr klein, glatt, etwa 12 μ breit und 18—22 μ lang sind, schildert Mücke als meistens verkümmert, eckig, zusammengedrückt und gefaltet. Gut ausgebildete Pollenkörner sind kugelig, schwefelgelb, mit einer dünnen Exine und dicker Intine versehen; im Inhalt findet sich eine vegetative und eine generative Zelle. Die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen zeigt nach Mücke folgende Eigentümlichkeiten. In jedem der 3 Fruchtknotenfächer hängen an den Rändern der umgeschlagenen Fruchtblätter zahlreiche atrope Samenanlagen von spindelförmiger Gestalt, zwischen welchen lange, einzellige Haare stehen. Das innere Integument ragt weit über das äußere, am oberen Ende mit einem Haarkranz versehene hervor. Der freie Raum in den Fruchtknotenfächern ist mit einem schon frühzeitig auftretenden Schleim ausgefüllt, der seinen Ursprung aus den epidermalen Zellen nimmt. Gegen Ende April, wenn die Blütenorgane schon vollzählig

angelegt sind, wölbt sich der Nuzellus aus der Plazenta hervor, und wenn seine Anlage etwa 8—10 Zellen hoch ist, so bildet sich die subepidermale Polarzelle direkt zu einer pyramidenähnlichen Embryosackzelle aus; die Bildung einer Embryosackmutterzelle unterbleibt. Während das innere zweischichtige Integument angelegt wird, teilt sich die über dem jungen Embryosack liegende Epidermiszelle, wie auch ihre Nachbarn, in 2 übereinander liegende Zellen, sodaß nun der Embryosack oberhalb und seitlich von 2 Zellagen umgeben wird (Fig. 9). Noch ehe das innere Integument über den Nuzellus hinüberwächst, den es später kragenartig überwölbt, beginnt die Anlage des äußeren, welches später auf seiner Innenseite den die Mikropyle umgebenden Haarkranz trägt und nur die Höhe der Nuzellusspitze erreicht. Gleichzeitig beginnt sich das Nuzellusgewebe in ein Leitungsgewebe und das spätere Perisperm zu differenzieren. Das Leitungsgewebe geht aus einer axilen, unter dem Embryosack liegenden Zellreihe hervor und stellt eine Verbindung des Embryosackes mit dem durch den Funikulus eintretenden Gefäßbündel her (Fig. 9, bei a). Das spätere Perisperm entsteht aus der äußeren Schicht der den Embryosack umgebenden Lagen, während die innere später resorbiert wird. Nun erfahren die an den Embryosack angrenzenden Nuzelluszellen in beiden Schichten eine bedeutende Vermehrung durch radiale Teilungen und eine radiale Streckung, während der Embryosack in die Länge wächst. Er erreicht aber seine normale Struktur in der Regel nicht, in seinem klumpigen protoplasmatischen Inhalt bildet sich weder ein Eiapparat, noch die Antipodengruppe aus, sondern der ganze Embryosack zeigt keine Weiterentwickelung. Auch der Nuzellus verschrumpft, und das äußere, manchmal auch das innere Integument löst sich von ihm ab; die Samenanlage geht zu Grunde. Bei *A. gramineus* nimmt dagegen der Embryosack die normale Struktur an, und bei dieser Art konnte Mücke die Ausbildung eines Perisperms aus der äußeren Nuzellusschicht verfolgen, während bei keiner andern *Aracee* ein solches bekannt ist.

Nach diesen Untersuchungen lassen sich die früheren Ansichten über die Ursache der Sterilität des Kalmus in Europa[1]), die schon J. Gaertner[2]) bekannt war, nicht mehr aufrecht erhalten. Kerner (95) nahm dafür das Ausbleiben von Bestäubung wegen Mangels der dazu geeigneten Insekten in Europa in Anspruch, Ludwig (128) und Focke[3]) den autogenetischen Ursprung der in Europa eingebürgerten Pflanzen. Die Untersuchungen von Mücke machen es wahrscheinlich, daß die fehlende Wärme bei uns der Hauptgrund für die geschilderte Entwickelungshemmung der Geschlechtsorgane und damit der Sterilität ist, und eben darauf deutet auch eine Beobachtung, die Raunkiaer (154) an Pflanzen des botanischen Gartens in Kopenhagen machte. Hier fand er einmal an einer Pflanze, die an einer Stelle wuchs, wo mäßig warmes Abflußwasser von den Warmhäusern in einen See geleitet wird, ziemlich weit entwickelte Früchte mit Samen. Danach scheint es, als ob wesentlich eine hohe und gleichmäßige Wassertemperatur für die Fruchtentwickelung nötig sei. Die Samen der von Raunkiaer beobachteten Früchte hatten ein normales Aussehen und besaßen Nährgewebe und Embryo, aber sie keimten trotzdem nicht.

Die in China und Indien zur Entwickelung kommenden Früchte sind rötlichbraune, länglich-kegelförmige Beeren, in deren Fächern eine mehr oder weniger weitgehende Unterdrückung eintritt, sodaß die Beere, die vom Perigon umhüllt bleibt, nur 1—5 Samen enthält. Sie befinden sich in hängender Lage in einem

---

[1]) In China und Jndien (95), sowie in Amerika (128) sollen sich Früchte und Samen ausbilden.

[2]) J. Gaertner. De fructibus et seminibus plantarum. Vol. 2. 1791. S. 27.

[3]) W. O. Focke. Neue Beobachtungen über Artenkreuzung und Selbststerilität. Abh. d. Naturw. Ver. z. Bremen. Bd. 14. 1897. S. 304.

zähen, gallertartigen, schwach gelblichen, durchscheinenden Schleim eingebettet, der, wie oben erwähnt, schon im Fruchtknoten vorhanden ist, an der ganz reifen Frucht eintrocknet, beim Befeuchten aber leicht wieder aufquillt. Die Samen, die bei *A. calamus* und *A. gramineus* bis auf geringfügige Größenunterschiede ganz gleich gebaut sind, hat Mücke (31) folgendermaßen beschrieben. Der dunkelbraune, hornartig harte Same (Fig. 10) ist von länglich-eiförmiger Gestalt und bei *A. gramineus* ca. 2—2,5 mm lang, an der Basis kugelig abgerundet, am entgegengesetzten Ende kalottenförmig abgestumpft und mit einem langen Haarkranz besetzt. Diese Haare, die schon an der Samenanlage auf dem oberen inneren Rande des äußeren Integumentes sitzen, haben am reifen Samen dessen 3—4fache Länge und umgeben ihn, solange er noch in der Frucht eingeschlossen ist, wie ein unregelmäßiger Haarmantel. Die Samenschale besteht aus 2 dünnen Schichten, von denen die äußere dem äußeren Integument entspricht, hell gefärbt ist und am Mikropylenende eine kalottenförmige Öffnung besitzt, aus der der Haarkranz hervortritt; an der Basis ist sie etwas verdickt und geht in den Funikulus über. Die dem inneren Integument entsprechende Schicht ist dunkel, an beiden Enden verdickt, und umschließt den Samen allseitig. Die inhaltsleeren Zellen der in der Regel 3 Zellagen dicken äußeren Schicht sind verhältnismäßig dickwandig, schließen dicht zusammen und machen einen kollenchymähnlichen Eindruck. Der Samenkern besteht aus dem Embryo, einem Endosperm und einem Perisperm. Der Embryo (Fig. 11) ist lebhaft grün gefärbt, länglich mit abgerundeten Kanten, und liegt am Mikropylenende des Endosperms. Oft ist er seitlich etwas zusammengedrückt, derart daß die in einer Einsenkung gelegene Plumula auf eine der so entstandenen Kanten zu liegen kommt. Über der Plumula befindet sich eine schlitzartige, nach oben kreisförmig erweiterte Öffnung zum Austritt des Keimstengelchens. Das kleinzellige, inhaltsreiche Endosperm besteht aus ungefähr isodiametrischen, dünnwandigen Zellen, in deren Inhalt große Mengen kleiner Stärkekörner, Reste protoplasmatischer Substanz und einzelne tropfenförmige Gebilde eiweißartiger Natur liegen. Das Endosperm ist von der Samenschale durch eine ziemlich dicke, hornartige, glashelle, durchsichtige Schicht getrennt, welche oberwärts kontinuierlich um das Endosperm herumgeht, an der Chalaza aber eine Unterbrechung erleidet und hier durch ein Gewebe aus kleinen englumigen Zellen ersetzt wird. Diese Schicht entspricht einem Perisperm, denn sie ist aus der oben geschilderten äußeren Nuzellusschicht hervorgegangen, und nicht, wie Raunkiaer (154) auf Grund der Untersuchung nicht vollkommen entwickelter Samen meinte, zur Samenschale zu rechnen. Die Zellen des Perisperms sehen ganz homogen aus und zeigen gar kein Lumen; hie und da erkennt man in dem Gewebe radial angeordnete, äußerst zarte, wellig gefältelte Linien, welche die zarten Wände der Zellen bezeichnen. Ihr Inhalt besteht aus einer

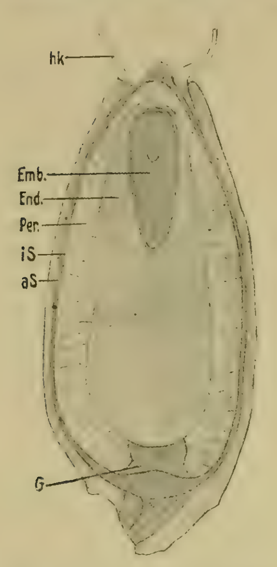


Fig. 10. *Acorus gramineus.* Längsschnitt durch einen reifen Samen, ca. 40 : 1. hk Haarkranz, Emb. Embryo, End. Endosperm, Per. Perisperm, iS innere, aS äußere Samenschale, G kleinzellige Gewebemasse im Perisperm. (Nach Mücke.)

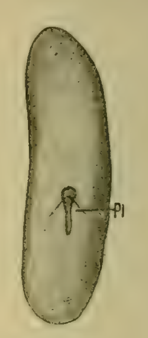


Fig. 11. *Acorus gramineus.* Embryo, frei präpariert, ca. 90 : 1. Pl die in dem Embryo eingesenkt liegende Plumula. (Nach Mücke.)

sehr eigentümlichen eiweißartigen Substanz, welche als homogene Masse die prismatischen Zellen vollständig ausfüllt, sich in Kupferoxydammoniak auflöst, aber in ihren Reaktionen weder mit den Zellulosemodifikationen noch mit Hemizellulose übereinstimmt.

Das Fehlen keimfähiger Samen beim mitteleuropäischen Kalmus macht, worin es auch begründet sein mag, seine Ursprünglichkeit im Gebiet sehr zweifelhaft. Innerhalb eines Gewässers verbreitet sich die Pflanze leicht durch Sproßbildung, und in andere Wasserläufe wird sie sicherlich in der Hauptsache durch den Menschen verpflanzt, der sie nicht nur als Zierpflanze und Droge, sondern auch als Konfekt und Bierwürze benutzt, stellenweise, z. B. im nordöstlichen Deutschland auch als Pfingstschmuck verwendet (1, 31). Wenn sie jetzt oft fern von Ansiedelungen gefunden wird, so spricht das natürlich keineswegs gegen ihre Einführung durch Menschen, da vielfach, besonders im 30jährigen Kriege, menschliche Ansiedelungen bei uns wieder gänzlich verschwunden sind. Daß innerhalb eines Flußgebietes das Wasser zur Verbreitung der Art dienen kann, hat Raunkiaer (**154**) unmittelbar beobachtet, und nach Sernander (**171**) ist das Auftreten von im Wasser treibenden Rhizomstücken in der Nähe der Standorte der Pflanze ein häufiges Vorkommnis im Frühjahr und Herbst, wenn größere Wasserfluten diese Organe fortführen. Sie erhalten sich lange schwimmend wegen der in Rhizomen, Blättern und Wurzeln enthaltenen Lufträume und können sich durch Fortwachsen der Endknospe oder durch Bildung zarter seitlicher Sprosse, die sich später ablösen, weiter entwickeln, sind also ganz geeignet, der ungeschlechtlichen Vermehrung zu dienen.

2. Gattung. **Calla L., Schlangenwurz.**

2. Calla palustris L., Sumpf-Schlangenwurz.

Calla gehört zu den 30 Gefäßpflanzen-Gattungen Norddeutschlands, die überhaupt nur durch eine Art vertreten sind.[1]) Sie ist ohne nahe Verwandte, bildet daher nach Engler (**40**) eine Tribus der *Araceen* für sich. Die einzigen drei mit ihr zu einer Unterfamilie gehörigen, gleich ihr einartigen Gattungen bewohnen Ostasien und Nordamerika.

C. palustris, also die einzige Art dieser Gattung, ist eine echte Sumpfpflanze. Sie ist im größten Teil von Norddeutschland zerstreut, stellenweise sogar häufig, doch im niedersächsischen Bezirk auf der Hohen Geest und in der Marsch nicht häufig, fehlt ganz auf den Nordseeinseln und ist im nördlichen Schleswig wenigstens bisher nicht beobachtet. Nach Süden hin ist sie schon in Braunschweig sehr selten (Bertram) und wird aus Hessen-Nassau von Wigand (in der von Meigen 1891 besorgten Ausgabe der Flora) nur von 7 Orten genannt. In Westfalen ist sie „vorzugsweise in der Sandebene“ (Beckhaus-Hasse), in der Rheinprovinz „besonders auf dem Westerwald und in der niederrheinischen Ebene“, während sie in der Flora von Kreuznach und dem gesamten Nahegebiet unter Einschluß des linken Rheinufers von Bingen bis Mainz ganz fehlt (Geisenheyner). Auch für die Mainzer Flora (von Mainz bis Bingen und Oppenheim mit Wiesbaden und dem Rheingau) nennt sie W. v. Reichenau gar nicht. Sie fehlt gleichfalls nach Ilse in Mittelthüringen, während sie in anderen Teilen Thüringens vorkommt (Vogel). Auch im Königreich Sachsen[2]) ist sie zerstreut

---

[1]) Vgl. Festschrift für Ascherson. 1904. S. 41.

[2]) Sie ist da stellenweise durch Trockenlegung von Teichen um Dresden verschwunden (Wobst, vgl. Bot. Jahresber. Jahrg. 10, 1882, 2. Abt., S. 507). Sehr selten ist sie auch am Südrande des Harzes (Schambach, vgl. Bot. Jahresber. Jahrg. 11, 1883, 2. Abt., S. 292).

(Wünsche); in Schlesien tritt sie nur in der niederschlesischen Ebene, sowie in Oberschlesien rechts der Oder etwas häufiger auf (Schube). Wie in Mitteldeutschland ist sie auch in Süddeutschland selten oder fehlt ganz. So wird sie für Baden von Seubert-Klein gar nicht genannt, während Kirchner und Eichler sie für Württemberg von einigen Orten des Unter- und Oberlandes, nicht aber vom Schwarzwald und der Alb angeben und auch Gradmann in seinem „Pflanzenleben der Schwäbischen Alb" sie gar nicht nennt. Etwas verbreiteter scheint sie in Bayern zu sein. Dagegen ist sie wieder sehr selten in der Schweiz. Christ (**19**, S. 191) sagt: „endlich sind im Kanton Luzern, ob dem Sempachersee (Küsirainwald ca. 600 m) und ob Meggen die einzigen erhaltenen Standorte der *Calla palustris*." Selbst Schinz und Keller geben nur Sempach als Standort an, während Gremli diesem zufügt „früher zwischen Meggen und Adligenschwyl". Dies deutet auf ein Verschwinden der Pflanze[1]) hin, worauf auch Christ (**19**, S. 423) schon hinweist, der als Beispiele für ein Verschwinden nördlicher Alpen- und Sumpfpflanzen in der Schweiz neben *Calla* noch *Trientalis* und *Potentilla fruticosa* nennt. Er hebt an einer anderen Stelle (**19**, S. 192) hervor, daß dies Verschwinden nicht klimatisch bedingt sei. „Klimatisch würden ihnen sicher die Hochmoore der inneren Alpen nicht feindlich sein. Zur Erklärung mag führen, daß Arten wie *Malaxis*, *Carex chordorrhiza*, *Calla*, *Trientalis*, *Betula nana*, *Saxifraga hirculus* Arten sind, welche erfahrungsgemäß geeignete Standorte von größerer Ausdehnung und also gewisser Vergesellschaftung von Arten bedürfen." Diese Ansicht Christs, daß nicht klimatische Gründe unsere *Calla* so selten in der Schweiz machten, könnte man darauf stützen, daß sie in Tirol „sehr gemein in den Mosentaler Waldsümpfen bei Rattenberg", auch bei Kitzbühel „nicht selten", „häufig am Schwarzsee" und noch an anderen Orten beobachtet ist (Dalla Torre und Sarnthein). Auch in den übrigen österreichischen Kronländern findet sie sich mit Ausnahme Istriens (Fritsch; auch Pospichals Flora des österreichischen Küstenlandes enthält keine Angaben über *Calla*).

Sicher aber ist sie in der Schweiz nahe ihrer jetzigen Westgrenze; denn sie fehlt im ganzen Rhonegebiet und den adriatischen Küstengebieten und überschreitet die Grenzen Mitteleuropas „kaum in den französischen Vogesen (1)", so daß sie in Frankreich (nach Bonnier-Layens) nur im Osten noch selten vorkommt. In Belgien ist sie nur im Ardennen- und Campine-Gebiet gefunden (Wildeman-Durand), fehlt aber im ganzen Westen des Landes, wie auch auf den Britischen Inseln. Dagegen ist sie in den Niederlanden ziemlich allgemein (Heukels).

Während sie in ganz Südeuropa, wie auch in der Ungarischen Ebene[2]) vollkommen fehlt, überschreitet sie nach N. und O. weit die Grenzen des Gebiets. So reicht sie in Norwegen nordwärts bis 61° 15′ (Blytt), in Schweden bis Lappmark (Neuman) und ist über das mittlere und nördliche Rußland bis Sibirien verbreitet, tritt endlich auch sowohl im atlantischen Nordamerika als in Kalifornien auf.

In Norddeutschland, also dem Hauptgebiet ihrer Verbreitung in Mitteleuropa, kommt sie vielfach in Erlenbrüchen vor, wie ich in Englers Bot. Jahr-

---

[1]) Auf solches allmähliches Aussterben durch Verschwinden der Sümpfe in der Pfalz weist auch Zimmermann (Die Adventiv- und Ruderalflora von Mannheim, Ludwigshafen und der Pfalz. Mannheim 1907, S. 45) hin.

[2]) In den ungarischen Gebirgen findet sie sich z. B. in den Zentralkarpathen auf moorigen Wiesen bei Zakopane und außerhalb der Hohen Tatra sogar häufig bei Neumarkt in Mooren, sowie in der Arva, in den Torfsümpfen „Borg" (Sagorski-Schneider). Ähnlich wie in den Karpathen kommt sie auch in Mooren Mährens vor (Oborny, vgl. Bot. Jahresber. Jahrg. 11, 1883, 2. Abt., S. 308).

büchern [1]) auseinandersetzte. So nennt denn auch Graebner [2]) sie von mehreren Standorten aus dem westlichen Westpreußen, die sie mit der Erle teilt; ebenso (12, Bd. 5, 264) von einem Erlenbruch bei Straußberg nebst zahlreichen bezeichnenden Erlenbegleitern. Von diesen kommen in einem Erlenhochwald des Memeldeltas nach Weber [3]) neben *Calla* vor: *Caltha palustris, Peucedanum palustre, Solanum dulcamara*, wo sich von anderen wichtigen Erlenbegleitern noch *Ulmaria pentapetala, Geum rivale*, **Lysimachia vulgaris, Urtica dioeca* und *Salix pentandra* finden, die alle gleich *Calla* auch nach Fleroff [4]) bezeichnend für Erlenbrüche des Wladimirschen Gouvernements sind. Aus solchen Beständen, die der letztgenannte Forscher bei Karsten-Schenck (Vegetationsbilder 4. Reihe, Heft 8) z. T. bildlich darstellt, nennt er von weiteren von Graebner bei Straußberg angeführten Arten noch *Ribes nigrum, Carex elongata* und *Aspidium spinulosum*, wie von anderen wichtigen Pflanzen solcher Bestände noch *Ranunculus lingua*, **Frangula alnus, Viburnum opulus, Humulus lupulus, Carex remota* und *Aspidium cristatum*. Von diesen sind nur 2 mit * bezeichnete auch unter den Leitpflanzen der Bruchwälder und Waldmoore des hercynischen Bezirks (nach Drude 12, S. 137) neben *Calla* und der auch von Weber für Augstumal genannten *Salix aurita*; auch an anderen Standorten des Bezirks, von denen Drude *Calla* nennt, erscheinen neben ihr wenig bezeichnende Erlenbegleiter. Es zeigt sich also, daß, soweit unsere Art überhaupt in die deutschen Mittelgebirge vordringt, sie dies z. T. in Begleitung anderer Arten als in Norddeutschland und der sich anschließenden russischen Ebene tut. Überhaupt ist *Calla* ein weniger beständiger Erlenbegleiter, als *Arum maculatum* an seinen natürlichen Standorten Buchenbegleiter. Übertrifft sie doch auch *Alnus glutinosa* var. *vulgaris* (vgl. Winkler in Englers Pflanzenreich 19. Heft) wesentlich in ihrer Gesamtverbreitung in meridionaler Richtung, während sie ihr in polarer und besonders äquatorialer Richtung nachsteht.

Dennoch treten neben *Calla* in Nordamerika wieder einige Arten auf, die sie gelegentlich in Europa begleiten. So nennt sie Blankinship [5]) aus dem östlichen Massachusetts als Sumpfpflanze (Helophyt) neben *Vaccinium oxycoccus, Menyanthes trifoliata, Drosera rotundifolia* und *Geum rivale*, die sämtlich auch bei uns gelegentlich in ihrer Nähe vorkommen. Um so weniger fällt uns auf, daß auch in der Taiga des Sajangebirges unsere *Calla* mit Erlen, Weiden, Schneeball, Faulbaum und Hollunder, sowie mit *Corydallis solida, Chrysosplenium alternifolium, Oxalis acetosella, Impatiens noli tangere, Circaea alpina* und *Tussilago farfara* zusammen auftritt [6]).

Keimung. Bei der Keimung streckt sich, während der hypokotyle Stammteil rudimentär bleibt [7]), zuerst der unterste, die Keimknospe umschließende Teil des Keimblattes und tritt, die Keimwurzel voranschiebend, am Keimmund aus der Samenschale hervor; die Keimblattspitze bleibt dagegen in dem Samen und saugt das Endosperm auf (**101**, S. 566). Der eigentümliche Bau der Samenschale um den Keimmund herum erleichtert dem Keim das Herauswachsen. Am reifen Samen ist der Keimmund als sehr deutliche Öffnung sichtbar,

---

[1]) Bd. 22. 1896. S. 562.

[2]) Schriften d. naturf. Ges. in Danzig. Bd. 1. Heft 1.

[3]) C. A. Weber. Über die Vegetation und Entstehung des Heidemoores von Augstumal. Berlin 1902. S. 164 f.

[4]) Bot. Centralblatt, Bd. 74. 1898. S. 67 u. 69.

[5]) Rhodora V, 1903. S. 124 ff.

[6]) Vgl. Englers Botan. Jahrbücher. Bd. 9. Literaturber. S. 46.

[7]) Nach Wittrock, vgl. Bot. Jahresber. Jahrg. 11. 1883. 1. Abt. S. 547.

die jedoch nicht ganz durch die Samenschale hindurchgeht, sondern nur durch ihren äußeren dichteren, vom äußeren Integument gebildeten Teil, der aus etwa 20 Zellschichten besteht. Der vom inneren Integument gebildete Teil der Samenschale ist ganz dünn und besteht nur aus 2 Lagen etwas zusammengedrückter Zellen; gegen den Keimmund hin ist das innere Integument aus mehreren Zelllagen gebildet und daher dicker; seine Ränder schließen dicht zusammen und treten etwas nach außen in die vom Keimmund des äußeren Integuments gebildete Höhle, die hierdurch geschlosssen wird, sodaß der Keim gegen Angriffe von außen auf diese Weise geschützt wird. Der Keimmund des äußeren Integuments ist zwar nicht groß genug, um das Durchwachsen des Keimes zu ermöglichen, aber durch einen ziemlich geringen Druck erlangt die Öffnung leicht die nötige Größe. Im innersten Teil des äußeren Integuments und dicht innerhalb bis zum Keimmund verläuft nämlich ein großer kreisförmiger Luftgang (Fig. 17 D), wodurch die Samenschale hier schwächer als an anderen Stellen wird. Wenn nun die Keimwurzel während der Keimung durch das Wachstum des Keimblattes vorwärts geschoben wird, so wird der erwähnte Luftgang zusammengedrückt, der innen liegende, dünnere Teil der Samenschale reißt an einigen Stellen auf, und die Öffnung ist dann groß genug, daß der Keim hinauswachsen kann. In der gegen den Keimmund gewandten Seite des Luftgangs liegen lockere, in großer Zahl vorhandene längliche Zellen, jede mit einem Rhaphidenbündel[1]). Sobald der unterste Teil des Keimblatts aus der Samenschale herausgetreten ist, beginnt er sich abwärts zu krümmen, die Keimwurzel wächst heraus und das zweite Blatt des Keims tritt aus der Keimblattscheide hervor; dieses Blatt ist ein Laubblatt, aber es ist sehr klein und einfacher gebaut als die späteren Blätter; es hat keine Scheidenhaut, sondern die lanzettliche Spreite geht ohne deutlichen Stiel in die Spitze der Scheide über; das dritte Blatt hat die Andeutung einer Scheidenhaut, einen kurzen Stiel und eine etwas breitere Spreite; das vierte Blatt (Fig. 12 D) endlich gleicht, abgesehen von der Größe und der etwas schmäleren Spreite, den vollkommenen Laubblättern (**154**).

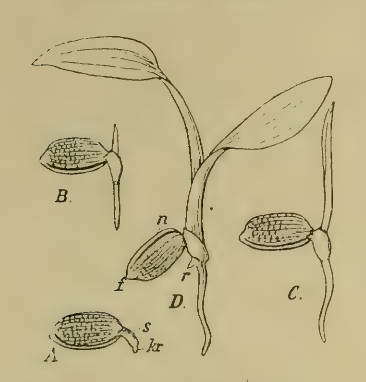


Fig. 12. *Calla palustris*, Keimung. A keimender Same, kr Keimwürzelchen, s Kotyledonarscheide. B aus der Spalte der Kotyledonarscheide wächst das erste Laubblatt hervor. C weitere Entwicklung. D Keimpflanze mit 2 Laubblättern, r Adventivwurzel, f Basis, n Nabelstreifen des Samens. 2:1. (Nach Raunkiaer.)

Die Wurzeln entspringen an den Knoten des Erdsprosses nahe seiner Spitze quirlständig (42), und die Reihen ziehen sich an den Knospen oben um diese herum. Die Gefäßbündelansätze dieser Wurzeln bilden an jedem Knoten der Grundachse einen Quergürtel (6). Die Wurzelhaube wird, wie bei *Acorus*, von einer selbständigen kalyptrogenen Schicht erzeugt[2]). In der Scheitelregion sind die Bildungsgewebe von Haube und Wurzelkörper zu einem einheitlichen

[1]) Der Geschmack der Rhaphiden enthaltenden Teile der Blätter und Knollen der Pflanze sind ebenso scharf wie bei *Arum*, doch geht die Schärfe beim Trocknen verloren (Lewin, Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. 18. 1900. S. 63).

[2]) Vgl. Holle nach Botan. Jahresber. Jahrg. 4. 1876. S. 412. — Einen Längsschnitt durch den embryonalen Wurzelscheitel bildet Flahault ab in Ann. d. scienc. nat. VI. Sér. Bot. T. 6, S. 1—229 (vgl. Bot. Jahresber. 6. Jahrg. 1878, Abt. 1, S. 53). Ein Längs- und Querschnitt der Wurzel wird auch gegeben von Olivier (Ann. d. scienc. nat. VI. Sér. Bot. T. 6, S. 5 ff).

Urmeristem verschmolzen[1]), dessen Zellen einerseits in der Haube, andererseits im Wurzelkörper sich verlieren. Der Bau der Wurzel erinnert nach Lierau (28) an den der Wasserwurzeln von *Pistia*, was natürlich außer durch die Verwandtschaftsverhältnisse durch beiderseitige Anpassung an feuchte Standorte zu erklären ist. Die Rinde der Wurzeln beider ist, wie auch bei anderen Sumpf- und Wasserbewohnern, von mehr oder weniger großen Lufträumen durchzogen. Zwei gelblich gefärbte Schichten umgeben bei *Calla* als doppelte Epidermis eine Rinde von folgender Zellanordnung: Den zentralen Zylinder umziehen 2 sehr regelmäßig angeordnete Zellreihen aus rechteckigen Zellen; von diesen gehen in gewissen Abständen Zellstrahlen aus, die 2 Luftkammern zwischen sich lassen; diese Strahlen verknüpfen die innere Rinde mit einer 2—3 schichtigen äußeren Parenchymlage. Im radialen Gefäßbündel lassen sich Sekretschläuche erkennen; diese liegen den Gefäßen dicht an, meist zwischen dem äußersten Gefäß und der

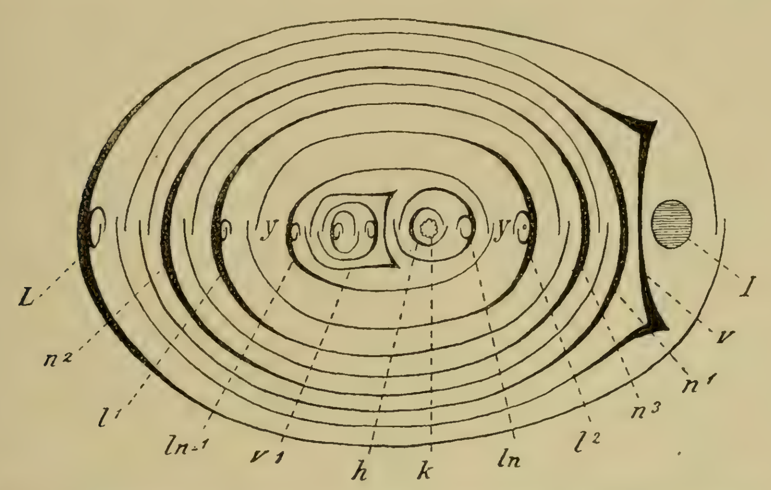


Fig. 13. *Calla palustris*, diagrammatische Darstellung der Wuchsverhältnisse.

Der in der Achsel des Laubblattes L sitzende Vermehrungssproß I beginnt mit dem Vorblatt v, darauf folgen 3 scheidenförmige Niederblätter n_1, n_2, n_3, deren unterstes n_1 auf derselben Seite steht wie das Vorblatt; hierauf folgt das erste und zweite Laubblatt l_1 l_2 und eine weitere unbestimmte Anzahl von Laubblättern y y. In den Achseln von l_1 und l_2 sieht man dem dargestellten Sproß entsprechende Knospen. Das vorletzte Laubblatt ln ÷ 1 trägt eine Kraftknospe, in der auf das Vorblatt v_1 sogleich Laubblätter folgen, deren unterstes auf die Seite des Vorblattes fällt. Auf das oberste Laubblatt ln folgt das Hüllblatt h, welches den Kolben k umschließt. (Nach Raunkiaer.)

Schutzscheide, sind also dann Zellen des Pericambiums (28). Diese Sekretschläuche sind unverzweigt, in geraden Linien angeordnet.

Sproßbau. Die Sprosse (Fig. 13 u. 14) sind wagerecht oder aufsteigend, senken sich bald in das Wasser oder den Moosteppich und haben dann einen bleichen Stengel, bald tragen sie oberirdische grüne Luftsprosse. Der Regel nach schließen sie ihr Wachstum mit einem endständigen Blütenstand ab, und eine Kraftknospe wächst in der Achsel des nächstunteren Laubblattes als Verjüngungssproß in der Richtung des Muttersprosses aus, wodurch eine Sproßkette entsteht. In allen rückwärts von der Kraftknospe sitzenden Laubblattachseln finden sich schwächere Knospen, welche zu Vermehrungsknospen auswachsen können, die

[1]) Das Verhalten der mit der Wurzelhaube in keiner genetischen Beziehung stehenden Epidermis bleibt dabei ungestört. (Schwendener, vgl. Bot. Jahresber. Jahrg. 10. 1882. 1. Abt. S. 450 u 488).

früher oder später frei werden, entweder durch Absterben des Muttersprosses oder dadurch, daß sie losgerissen werden, während sie noch ganz lebend sind, was leicht geschieht, weil sie am Grunde dünn und spröde sind. Mit solchen kleinen losgerissenen Sprossen breitet sich die Art leicht innerhalb des gleichen Gewässers aus. Die Sprosse beginnen alle mit einem rückenständigen, 2kieligen Vorblatt, dem schnell Laubblätter folgen, die aus dem von der Kraftknospe gebildeten Verjüngungssprosse entstehen, während dagegen die Verjüngungssprosse 2—5 Niederblätter haben, bevor die Laubblätter beginnen. Die Entwickelung der Vermehrungssprosse ist drei- bis mehrjährig; im Anlagejahr bleiben sie entweder im Knospenzustande stehen, oder sie erzeugen einige wenige gestreckte Stengelglieder. Die Entwickelung der Verjüngungssprosse ist ebenfalls drei- bis mehrjährig. Ihren Entstehungsgang fand Raunkiaer (154): Am Schluß des Anlagejahrs war die Kraftknospe bis 7 cm lang; ihre jungen unentwickelten Laubblätter wurden dicht umschlossen und beschützt von dem Vorblatt; im zweiten Jahr wuchs die Knospe zu einem gestrecktgliedrigen, bisweilen über 1 m langen Sproß mit bis 20 Laubblättern aus; doch war die Zahl der Laubblätter

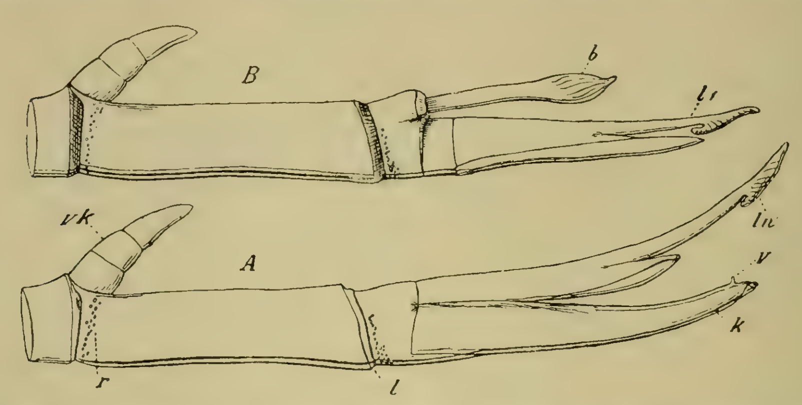


Fig. 14. *Calla palustris*, Ende eines blühbaren Sprosses vor der Überwinterung im November.

A unverändert; r Wurzelanlagen, vk Vermehrungsknospe, l Narbe des vorletzten Laubblattes, welches eine Kraftknospe k stützt, die an den Grund des letzten Laubblattes ln verschoben ist; der Kiel am Vorblatt der Kraftknospe geht in eine freie Spitze v aus. B nach Entfernung des letzten Laubblattes, dessen Scheide den jungen Blütenstand beschützt, sodaß er vom Hüllblatt b umschlossen, sichtbar wird; auch das Vorblatt der Kraftknospe ist entfernt und deren unterstes Blatt, ein Laubblatt l₁ zum Vorschein gekommen. 1 : 1. (Nach Raunkiaer.)

meist kleiner; im Herbst des zweiten Jahres ist der endständige Blütenstand schon weit gefördert, der 1 cm lange Kolben wird vom Hüllblatt und der vollständig entwickelten Scheide des letzten Laubblattes umschlossen und geschützt, dessen Spreite dagegen noch ganz unentwickelt ist und sich erst während des Blühens im nächsten Jahr entfaltet, wenn sie nicht, da sie ganz ungeschützt ist, im Lauf des Winters zerstört wurde (Fig. 13).

In der Achsel des nächstunteren Laubblattes neben dem Blütenstand sitzt die Kraftknospe, dicht umschlossen von ihrem Vorblatt, das im Gegensatz zu allen übrigen Blättern mit seinem Grunde den Stengel nicht völlig umschließt; die Kraftknospe ist bis zum Grunde des folgenden, letzten Laubblattes verschoben (2). Das Stützblatt der Kraftknospe sowohl als alle übrigen Laubblätter sterben im Herbst ab, und nur die abgestorbenen Reste der Scheiden der obersten Laubblätter sitzen als dürftige Schutzdecke um die Spitze des Sprosses (Fig. 14).

Im dritten Jahr endlich entwickelt sich der Blütenstand (ausnahmsweise schon im Nachsommer des zweiten Jahres), und die Kraftknospe wächst zu einem

gestreckten Laubblattsproß aus, der im Herbst sein Wachstum auf die oben beschriebene Weise einstellt.

Der noch nicht blühfähige Sproß beschließt im Herbst sein Wachstum genau wie die übrigen, indem die Scheide des letzten, in der Regel jedoch nicht ganz entfalteten Blattes die noch folgenden ganz jungen Blätter umschließt. A. Braun (2) und Engler (9) geben an, daß die Sproße im Herbst das Wachstum einstellen mit Bildung des die Endknospe umschließenden Niederblattes, doch konnte Raunkiaer (**154**) dies nicht bestätigen.

Wenn die Pflanze im Wasser wächst, sinken die Sprosse unter die Wasseroberfläche hinab; die dort nicht so oder anders der zerstörenden Wirkung der Kälte entzogenen Sprosse sterben sicher in der Regel im Laufe des Winters ab.

Die Sprosse der Pflanze sind giftig und haben einen ekelerregenden Geruch; man wird in dieser Eigenschaft wohl mit H. Müller (**143**) ein Schutzmittel gegen weidende Tiere sehen dürfen.

Wie schon Wydler (43) nachwies, sind die Laubblätter zweizeilig gestellt; sie besitzen Scheide, Stiel und Spreite gleich gut ausgebildet. Die Scheide ist häutig, den Stengel ganz umfassend, sie ist mit dem einen Rand über den anderen gerollt und geht in eine anfangs kegelförmig geschlossene Ligula aus, welche die jüngeren Teile des Sprosses umhüllt. In der Knospenlage zeigt sich das merkwürdige Verhältnis zwischen Scheide und Spreite, daß sie in entgegengesetzter Richtung gerollt sind. Bei der zweizeiligen Blattstellung ist also ein Blatt z. B. in der Scheide rechts, in der Spreite links gerollt, das folgende in der Scheide links, in der Spreite rechts u. s. w. Eine Ausnahme machen nur die 2 ersten Blätter jedes Achselsprosses.[1]) Sie stehen übereinander, nach der Achse hin, wie schon Döll in der Rheinischen Flora gezeigt hat. Das erste dieser Zweigblätter ist ein scheidenartiges Niederblatt, das zweite ein vollständiges Laubblatt. Diese 2 Blätter zeigen nun in der Knospenlage durchweg gleichsinnige Scheidenrollung. Mit dem dritten Blatt tritt an jedem Zweig die wechselnd zweizeilige Stellung wieder ein, wobei das dritte Blatt dem zweiten gegenüberliegt. Sämtliche Blätter eines Achselsprosses fallen mit ihm in die Ebene seines Tragblattes; überhaupt liegen die Blätter der Seitensprosse mit denen des Hauptsprosses in der gleichen Ebene.

Die Blattscheiden sind, wie Glück[2]) zeigte, als Stipulae adnatae aufzufassen, deren Ligula $^1/_2$—$1^1/_2$ mal so lang ist, als die zugehörige Stipularscheide; beide sind von fester, fast lederartiger Konsistenz, innen weißlich, außen grün gefärbt. Wenn auch diesen Stipeln eine geringe Assimilationstätigkeit zufällt, so sind sie doch in der Hauptsache als Schutzorgane überwinternder Stammknospen zu bezeichnen.

Die großen, herzförmigen Laubblätter besitzen einen Stiel, der ungefähr in der Mitte auf der Rückseite der Scheide so befestigt ist, daß der oberste Teil der Scheide als die vorher erwähnte Ligula frei hervorragt. Im Blattstiel liegen zu beiden Seiten der Gefäßbündel Milchröhren; Drusen von oxalsaurem Kalk sind im Blattstiel nicht vorhanden, wohl aber Einzelkristalle (5). Die Scheiden sind, wie bei vielen andern Wasserpflanzen, dünn, die Ligula wird bis über 1 mm dick und besteht aus einem von Luftkanälen und mehreren rudimentären Gefäßbündeln durchzogenen Parenchym; auf der Außenseite der Stipel finden sich

[1]) Habenicht (Beitr. z. mathem. Begründung einer Morphologie der Blätter. Berlin 1905) sucht die Kurve der Blattform und die Abänderung durch Zusatzglieder zu berechnen; die von ihm gegebene Abbildung entspricht aber mehr dem Blatt von *Arum* als dem von *Calla*.

[2]) H. Glück. Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Verh. d. Naturhist.-Med. Ver. z. Heidelberg. N. F. Bd. 7. Heft 1901. S. 22, 67, 69.

vereinzelte Spaltöffnungen vor (Glück a. a. O.). Die Oberseite der Blattspreite ist dunkler grün als die Unterseite, aber beide Seiten führen ungefähr gleich viele Spaltöffnungen, die von einer annähernd kreisrunden Gestalt sind (5). Beide Seiten sind glänzend und werden vom Wasser schwer oder nicht benetzt[1]). In der zylindrischen Blattspitze finden sich an der Ober- und Unterseite zahlreiche Wasserspalten, durch die häufig Wasser in Tropfenform abgesondert wird (5, **154**). Ein Teil der Gefäßbündel, welche in das Blatt übertreten, nämlich die, welche den Stamm auf der der Mittellinie des Blattes gegenüberliegenden Seite verlassen haben, gehen nicht in die Spreite hinein, sondern verlaufen am Rande der Scheide, in deren Ligula sie endigen. Die übrigen Gefäßbündel konvergieren allmählich gegen die Mitte der Scheide und treten in den dünnen Blattstiel, nachdem auch von ihnen sich noch einige für die Ligula abgezweigt haben (14). Im Chlorophyllgewebe der Spreite gehen, ähnlich wie bei *Zantedeschia africana*, Palissaden- und Schwammparenchym allmählich in einander über, die Verbindung der Palissadenzellen ist eine lockere. Ebenfalls wie bei *Zantedeschia* kommen in den gewöhnlichen Palissadenzellen Drusen vor; die Zellen des Schwammparenchyms zeigen sternförmige Gestalt, und in ihm treten Rhaphidenzellen und Kristalle von oxalsaurem Kalk auf (5).

Der Verlauf der Blattspurstränge im Stamm schließt sich eng an den Palmentypus an, bei dem die Stränge fast horizontal in die Blätter ausbiegen. Die stärkeren Blattspurstränge treten konvergierend bis beinahe in die Mitte des Stammes hinein, biegen dann abwärts und wenden sich gegen den Umfang des Zentralzylinders zurück, wo sie mit ihren unteren Enden sich an andere Stränge anlegen. Die Gefäßbündel bestehen aus einem sehr großen Bündel von Kambiformzellen, auf dessen innerer Seite wenige Gefäße stehen, häufig nur 2—4; es sind dies die einzigen Zellen der Grundachse, welche verholzen. Wenn sich zwei Stränge aneinander legen, so verschmelzen die aus Kambiformzellen gebildeten Teile beider Bündel schon sehr frühzeitig mit einander, während die Gefäße noch auf eine längere Strecke hin ihre Selbständigkeit bewahren (14).

Das Grundgewebe ist durch die ganze Ausdehnung der stärkereichen Grundachse gleichmäßig entwickelt. Nur unmittelbar unter der Stengeloberfläche und um die Gefäßbündel herum schließen seine Zellen fest aneinander. Im Inneren der Grundachse, im ganzen Zentralzylinder und im inneren Teil der Rinde, treten zahlreiche Luftlücken von bedeutender Größe auf, welche durch einschichtige Scheidewände von einander getrennt werden. Alle Zellen der Grundachse sind mit reichlichem Schleim gefüllt, der nur in denen fehlt, welche Rhaphidenbündel führen. Die Rhaphidenzellen sind in der Richtung der Längsachse der Kristalle verlängert und ragen mit ihrem freien Teil aus den Scheidewänden der Luftlücken in diese hinein. Die Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder läßt sich nur aus dem Verlauf der Gefäßbündel und dem Ansatz der Beiwurzeln bestimmen (14). Es fehlt also in der Grundachse ein eigentliches mechanisches Gewebe; auch ist keine Endodermis und kein deutlicher Unterschied von Rinde und Zentralzylinder vorhanden (**154**).

Blüteneinrichtung. Es ist immer ein mittel- oder endständiger Blütenstand vorhanden; nur selten kommt daneben noch ein seitenständiger zur Entwickelung, welcher dann immer dem obersten Laubblatt des Sprosses angehört. Sehr oft ist aber auch keine Spur von einem solchen vorhanden (43).

Wenn der Sproß zur Blüte kommt, trägt er oberhalb des letzten Laubblattes und mit diesem abwechselnd ein herzförmiges Hüllblatt, das im Knospenzustand den ganzen Blütenstand umhüllt, nachher ihn frei läßt. Es wurden aber

[1]) Vgl. hierzu auch: Georg E. F. Schulz, Natur-Urkunden. Berlin 1908. Heft 2, Taf. 13 „Sumpf-Calla (*Calla palustris*) (Aufnahme bei Regen)“ und den zugehörigen Text.

auch von verschiedenen Forschern Blütenstände mit 2 (nach Ascherson und Graebner auch solche mit 3) Hüllblättern[1]) beobachtet. Wydler (43) fand 2 Hüllblätter nur an achselständigen Blütenständen. Das Hüllblatt setzt die zweizeilige Blattstellung fort, steht also dem vorhergehenden gegenüber. Wenn ausnahmsweise das letzte Laubblatt, das meist unfruchtbar ist, einmal einen Sproß in seiner Achsel entwickelt, ist dies fast immer ein Blütensproß, der im gleichen Jahr mit dem Muttersproß blüht, und gleich nach einem 2kieligen Vorblatt, das jedoch auch fehlen kann, einen Kolben mit 2—3 Hüllblättern trägt (2).

Das Hüllblatt besteht deutlich aus einem Scheiden- und Spreitenteil, während ihm die Stielbildung abgeht. Die Scheide zeigt keine Ligularbildung; sie ist bald kurz, bald läßt sich ihr röhriger Teil längs des ganzen Blütenschaftes abwärts verfolgen, indem sie mit ihm innig verwachsen ist. Die Ränder des röhrigen Scheidenteils berühren sich nicht, sondern erscheinen als 2 parallele Linien, zwischen denen hindurch man den Blütenträger erkennt. Nach dem Spreitenteil hin gehen die Ränder jederseits in 2 abgerundete Öhrchen aus. Wie bei den Gräsern ist die Scheide an dieser Stelle schief, so daß ein Öhrchen tiefer als das andere steht. Bisweilen läßt sich an dieser Stelle noch die Deckung der Scheidenränder verfolgen, indem diese schief gegen einander verlaufen und der eine Rand sich unter dem anderen verliert, so daß die Rollung des Scheidenteils des Hüllblatts zu dem nächst vorhergehenden Laubblatt dann gegenwendig wäre (43).

Die wenigen Pflanzen, an denen Wydler Seitenschäfte beobachten konnte, schienen ihm diese nicht mit 2 gleichgestellten Blättern zu beginnen, sondern auf das erste nach der Achse hin liegende (Vor-)Blatt folgte ein zweites, ihm diesmal gegenüberstehendes, dann ein drittes, über jenes erste fallendes, darauf das über dem zweiten liegende Hüllblatt. Das Vorblatt solcher Sprosse ist zuweilen wenig entwickelt und selbst manchmal auf ein unscheinbares, längliches, weißliches Fädchen reduziert. In anderen Fällen hatten solche blühende Seitensprosse nur 2 dem Hüllblatt vorangehende Laubblätter.

Während der blühende Seitensproß aus dem obersten Blatte des (relativen) Hauptsprosses hervorgeht, entsteht dann aus dem zweitobersten ein Laubsproß. Es ist der stärkste von allen Sprossen, die an der (relativen) Hauptachse auftreten und durch den die Pflanze hauptsächlich ausdauert. Ist nur ein mittelständiger Blütenstand vorhanden, so kommt der stärkste Sproß doch aus dem zweitobersten Blatt, während das oberste unfruchtbar bleibt. Doch untersuchte Wydler zu wenige Pflanzen, um angeben zu können, ob dies beständig sei. An nicht blühenden Sprossen fand er die Sproßbildung aufsteigend; es fanden sich Knospen in allen Blattachseln, aber die untersten entwickelten sich zuerst.

Im Knospenzustande wird der kurzgestielte Blütenstand ganz von dem außen grünen Hüllblatt umgeben. Es ist nach der Entfaltung flach, herzeiförmig, wird oft 6—7 cm lang, selten länger, meist 3 cm breit und ist in eine bis über 1 cm lange schwanzartige Spitze ausgezogen. Es ist außen grün, auf der Innenseite weiß gefärbt.

Der Kolben ist länglich-zylindrisch, etwa 2—2½ cm lang, also viel kürzer als das Hüllblatt. Er ist seiner ganzen Länge nach mit spiralig angeordneten Blüten besetzt. Diese sind nackt, haben meist 6 Staubblätter und einen kurzen eiförmigen, einfächerigen Fruchtknoten mit 6—8 (zuweilen 9 oder 10) länglichen, auf dem Grunde des Fachs stehenden umgewendeten Samenanlagen und einer sitzenden Narbe. Doch befinden sich an der Spitze oft auch nur männliche Blüten mit meist 6 (der Anlage nach 3 + 3) oder mehr Staubblättern mit

---

[1]) Hallsted beschreibt noch mehr Abänderungen: Ein Hüllblatt schloß 2 kleinere ein; in einem anderen Fall schloß das Hüllblatt ein Laubblatt ein, und endlich fand er ein z. T. glänzend weißes Laubblatt (Bull. Torr. Bot. Club 1893, S. 122).

kurzen Staubbeuteln (1). Die Plazenten entstehen augenscheinlich unabhängig von den Wänden des Fruchtknotens auf seinem sich erhebenden Boden; sie sind in ihrem unteren Teil verwachsen, oben aber frei und tragen je 1 anatrope Samenanlage. Außer diesen basalen Plazenten kommen aber noch solche vor, die einem freien mittelständigen Säulchen (ähnlich wie bei *Primulaceen*) angehören; doch sind diese nur in den unteren Blüten des Kolbens zu finden und hier sehr verschieden entwickelt. Das Säulchen wird auch mit Schleimpapillen bedeckt, wie die basalen Plazenten; selten trägt es einige Samenanlagen, die aber nie befruchtet werden können, da sie erst dann zur Entwickelung kommen, wenn die Staubblätter verwelkt sind. Doch sind diese Säulchen nach Koschewnikoff nicht für Achsengebilde anzusehn, sondern für eine zweite Reihe basaler Plazenten,

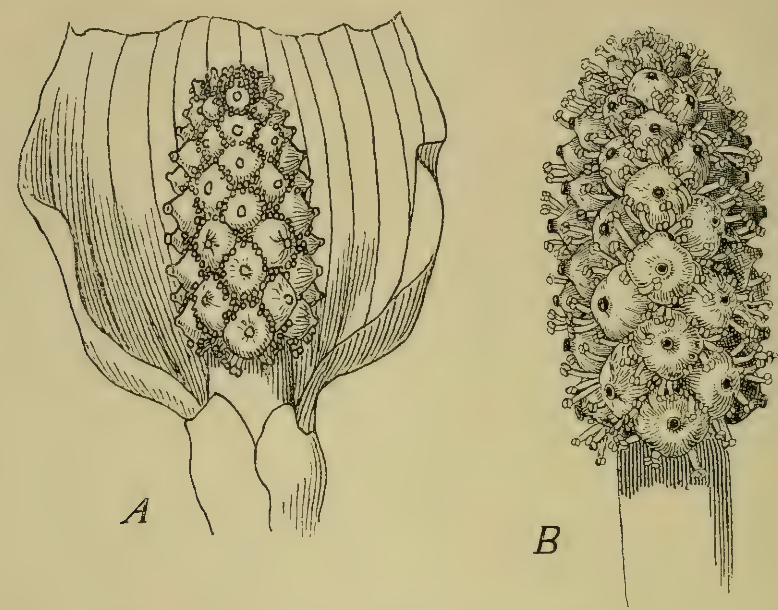


Fig. 15. *Calla palustris*, Blütenstand.
A im ersten, weiblichen Zustand mit entwickelten Narben und Staubblättern, deren Antheren noch geschlossen und deren Filamente noch nicht gestreckt sind; oberer Teil des Hüllblattes abgerissen. B im späteren, männlichen Zustand mit vertrockneten Narben, ausgewachsenen Filamenten und aufgesprungenen Antheren; Hüllblatt entfernt. 2 : 1. (Orig. Kirchner.)

da andere *Araceen* mehrere konzentrische Kreise von Plazenten haben, während bei *Calla* sich nur 1 oder 2 Kreise entwickeln. Auch zeigt sich insofern Neigung zur Diklinie, daß die Fruchtknoten in den unteren Blüten am stärksten entwickelt werden, in den oberen aber schwach bleiben, ganz oben oft gänzlich fehlschlagen, während die Staubblätter in den unteren Blüten weniger zahlreich sind, als in den oberen. Von den 4 Antherenfächern gehören 2 der unteren, 2 der oberen Seite des Staubblattes an; später werden sie etwas extrors. Durch nachträgliche Drehung der Staubfäden wird die Lage der Staubbeutel oft unregelmäßig, so daß die Blüten nur in der Jugend deutlich sich scheiden. Der Fruchtknoten entsteht als ringförmiger Wall, auf dessen Rändern bald einige Punkte sich mehr als die anderen erheben und als Andeutungen der einzelnen

verwachsenen Fruchtblätter, deren Zahl verschieden zu sein scheint, angesehen werden können.[1])

Der Blütenstand ist andromonözisch, da nach Kerner (95) an allen Stöcken sich neben Zwitterblüten auch reine Pollenblüten finden, die auch nach seinen Handzeichnungen (Kerner, Manuskr.), wie oben bemerkt, den Gipfel des Kolbens einnehmen. Die Zwitterblüten sind ausgeprägt protogynisch. Die 30—50 Narben erheben sich im ersten Entwickelungszustand als kleine weißliche, stark papillös-klebrige Kreise auf dem grünen Fruchtknoten. Ihre Entwickelung erfolgt von unten nach oben derart, daß die untersten sofort nach Öffnung des Hüllblattes empfängnisfähig sind. Jetzt sind die Antheren der 6 oder mehr zu jeder Einzelblüte gehörigen Staubblätter noch geschlossen, und ihre Filamente haben sich noch nicht gestreckt. Erst wenn die Narben verwelkt und gebräunt sind, wachsen die weißen Staubfäden auf eine Länge von 3—4 mm heran, wodurch die Antheren in die gleiche Höhe mit den Narben gehoben werden, um sich nun zu öffnen. Diese ausgeprägte Protogynie, welche die Möglichkeit von Selbstbestäubung und von Geitonogamie ausschließt, beobachtete Kirchner an den Pflanzen des Hohenheimer botanischen Gartens; auch Raunkiaer erwähnt das Vorkommen von Blütenständen, an denen alle Narben verwelkt sind, bevor die ersten Staubbeutel sich öffnen. Häufig springen aber die ersten Antheren schon auf, wenn erst einzelne Narben vertrocknet sind. Ihre Öffnung erfolgt, wie Engler zuerst zeigte und Kirchner bestätigen konnte, regellos am ganzen Kolben, indem gleichzeitig solche höherer und tieferer Blüten aufspringen (Fig. 15). Da nun, wie erwähnt, die Entwickelung der Narben in regelmäßiger akropetaler Reihenfolge vor sich geht, so kann in den Blüten des obersten und der Scheide zugewandten Teiles des Kolbens Selbstbestäubung stattfinden, während die unteren Blüten auch bei nicht sehr vollkommener Protogynie auf Fremdbestäubung angewiesen sind; Geitonogamie ist möglich, und auch spontan kann sie durch Pollenfall eintreten. Das Aufspringen der Antheren erfolgt durch Längsrisse, wie Kerner (95) es abbildet; der Pollen ist etwas kohärent, von einer fast mehligen Beschaffenheit, sodaß er aus den napfförmig geöffneten und verschrumpfenden Antherenhälften leicht herausfällt. Die Pollenkörner haben nach H. Fischer (45) eine sehr fein netzige Exine und sind mit einer Falte versehen. Die weiße Farbe der Innenseite des Hüllblattes und der schwache, unangenehme Duft der nektarlosen Blüten sind geeignet, namentlich fäulnisliebende Zweiflüger auf die Kolben zu locken, und in der Tat sind zahlreiche solche, wie *Drosophila graminum* Fall., *Hydrellia griseola* Fall. und Arten aus den Gattungen *Chironomus* und *Tachydromia* von H. Müller (**143**), vereinzelte auch von Knuth (**102**) als Besucher beobachtet worden. Indessen sah H. Müller auch einige kleine Käfer an den Blüten, und Arcangeli[2]) fand sogar, daß die Bestäubung meist durch solche (*Oxythyrea*) stattfand. Kirchner konnte im Hohenheimer botanischen Garten trotz mehrfacher Überwachung nur Blasenfüße als Besucher bemerken. Die Vermutung von Warming (**200**), daß Schnecken als gelegentliche Bestäuber auftreten, findet eine Bestätigung in der Beobachtung von Knuth, daß auf dem Kolben kriechende *Helix hortensis* L. sich an ihrem Fuß mit Pollen behaftet hatte (**143**, **95**, **200**, **102**, Kirchner).

Meist entwickelt die Pflanze reichliche Früchte von roter Farbe, welche die Struktur einer Beere haben. Sie sind leichter als Wasser, können also von diesem fortgetragen werden; dies ist von Sernander (**171**) sowohl für ganze Fruchtstände, wie für einzelne Früchte beobachtet worden. Noch häufiger aber fand er isolierte Samen im Herbst an den Standorten der Pflanze vom Wasser fortgetrieben und rechnet daher *Calla* zu denjenigen Gewächsen, deren Ver-

---

[1]) D. A. Koschewnikoff nach Bot. Jahresber. Jahrg. 7, 1879. 2. Abt. S. 33.

[2]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 7. 1879. 1. Abt. S. 137.

breitung durch das Wasser vermittelt wird. Wegen des gegenseitigen Druckes der Früchte ist der innere Teil der Fruchthülle dünn, der nach außen gewendete freie Teil dagegen dick. Jede Frucht enthält etwa 4—10 kaum 2 mm breite und 4—5 mm lange Samen, die einen stark hervorspringenden Basalhöcker und einen sehr deutlichen Nabelstreifen haben (Fig. 16). Der Raum zwischen den Samen wird von einer schleimigen Masse erfüllt, die von den auf den Samensträngen sitzenden Haaren gebildet wird. Ihrem weiteren Verhalten nach steht die Frucht auf der Grenze zwischen einer Beere und einer Kapsel, denn ihre Wand, deren Zellen beträchtliche Mengen von Luft enthalten, springt schließlich von unten nach oben auf, sodaß die in Schleim gebetteten Samen hervortreten. Deshalb hat schon H. Hoffmann[1]) ihre Verbreitung durch ziehende Sumpf- und Wasservögel vermutet, und auch nach Raunkiaer (154) heften sich die Samen infolge des ihnen anklebenden Schleimes an den Körper von Wasservögeln an. Dadurch wird eine Verbreitung der Pflanze von einem Wasserlauf zu einem andern erreicht, während innerhalb eines Gewässers die Ausbreitung wohl hauptsächlich mit Hilfe des Wassers geschieht, da die Samen, auch während der Keimung, auf dem Wasser schwimmen und sich nur langsam benetzen. Trotz der lebhaften Farbe scheinen also die Früchte von Tieren nicht gefressen zu werden, im Gegenteil durch ihre Giftigkeit davor geschützt zu sein.



Fig. 16. *Calla palustris.* Same in zwei verschiedenen Ansichten, 6:1. (Orig. Kirchner.)

Die harte Schale der glänzenden Samen ist vorwiegend aus dem innern Integument hervorgegangen und besteht aus einer äußeren und einer innern

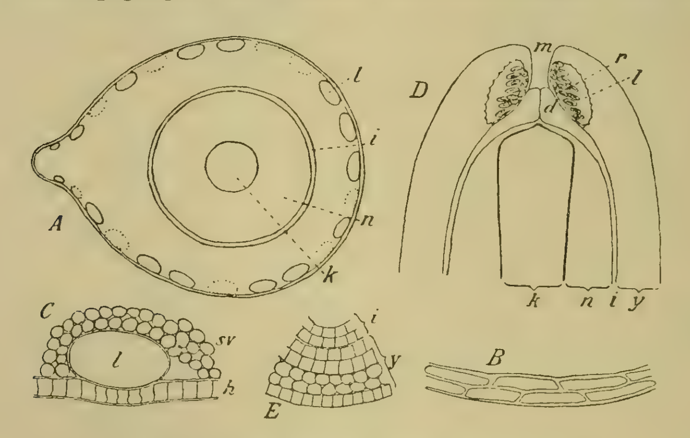


Fig. 17. *Calla palustris*, Bau des Samens.

A Querschnitt des Samens; l große lufthaltige Zellen, die mit punktiertem Umfang gezeichneten liegen tiefer; i vom innern Integument gebildeter Teil der Samenschale, n Nährgewebe, k Keimling; 25:1. B Teil eines Querschnittes der inneren Samenschale; ca. 150:1. C Querschnitt aus der äußeren Partie der Samenschale; h Epidermis, l eine luftführende Zelle, sv lufthaltiges Schwimmgewebe; ca. 100:1. D radialer Längsschnitt durch die Mikropylengegend des Samens; y äußere, i innere Samenschale, n Nährgewebe, k Keimling, m äußere, d innere Mikropyle, welche die äußere verschließt, l der zur äußeren Samenschale gehörige Ringkanal, welcher die Mikropyle umgibt, r lose darin liegende Raphidenzellen; 25:1. E Teil eines Querschnittes durch die Intengumente zur Zeit der Befruchtung, i inneres, y äußeres Integument; ca. 300 : 1. (Nach Raunkiaer.)

Wand und einem dazwischen liegenden dickwandigen Parenchym, welches wie bei *Empetrum*, *Hippuris*, *Nuphar* und *Viburnum* teilweise verholzt ist und zahl-

[1]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 8. 1880. 2. Abt. S. 586.

reiche kleinere Interzellularräume, sowie größere Lufthöhlungen enthält. Dieses Schwimmgewebe ist mit ca. 25 Längsfurchen versehen, welche davon herrühren, daß unmittelbar unter der Epidermis ebensoviele Reihen sehr großer, ovaler Zellen liegen, die während des Wachstums die Epidermis etwas nach außen drücken; diese Zellen, in denen sich Rhaphiden befinden, sind am Fußende des Samens am größten und zahlreichsten (**135, 154**).

Außer durch die Samen findet eine Verbreitung der Pflanze in zusammenhängenden Wasserläufen auch durch abgerissene, mit Kraftknospen versehene Rhizomstücke statt, wie sie Sernander (**171**) mehrfach im Wasser treibend fand. Ihr Schwimmvermögen beruht darauf, daß die kleinen, aber zahlreichen Lufträume, welche das Mark des Rhizomes durchziehen, das spez. Gewicht, welches durch den reichlichen Stärkegehalt der Parenchymzellen erhöht wird, wieder herabsetzen.

3. Gattung. **Arum L., Aron.**

3. Arum maculatum L.

Von den beiden *Arum*-Arten des Gebietes ist *A. maculatum* so sehr vorwiegend, daß sie hier eingehende Berücksichtigung verdient. Es ist eine Pflanze feuchter, schattiger Laubwälder, vorwiegend der Buchenwälder, ist über den größten Teil des Gebiets verbreitet, fehlt ganz nur auf den Nordseeinseln und im nordöstlichen Teil des Gebiets. Schon in der Provinz Brandenburg ist ihr ursprüngliches Vorkommen nicht zweifellos, wenn sie auch an einigen Orten beobachtet ist[1]), ebenso ist ihr Vorkommen in Pommern neuerdings nur von Rügen bestätigt. Sie fehlt selbst im östlichen Mecklenburg, ferner ganz in Preußen und Posen, ist aber für Polen aus dem mit Buchen bestandenen Tale Ojców angegeben, sonst in Rußland vorwiegend auf den Südwesten beschränkt, doch auch für Jekaterinoslaw angegeben, wo die Buche gepflanzt vorkommen soll; dagegen wird sie in der Krim und im Kaukasus, wo ja Buchen wieder vorkommen, durch *A. orientale*[2]) ersetzt, welches sonst vorwiegend in den östlichen Mittelmeerländern wächst, unser Gebiet aber nicht mehr erreicht. Dagegen gehört unsere Art in den Karpaten (nach Pax) zu den Leitpflanzen des Buchenwalds, ebenso in Rumänien (nach Grecescu), in Ostserbien (nach Adamović), in Südbosnien (nach Beck). Auf der Balkanhalbinsel geht sie südwärts bis zur Peloponnes; sie fehlt auch nicht auf den griechischen Inseln (Halácsy); dagegen reicht sie in Italien südwärts nur bis zur Mitte der Halbinsel (1). Auch auf der iberischen Halbinsel tritt sie auf; sie wird dort aus dem nordatlantischen Bezirk neben zahlreichen anderen Pflanzen deutscher Wälder (z. B. unserer *Ilex*) als Heckenpflanze von Willkomm genannt. In Frankreich ist sie (nach Bonnier-Layens) gemein außer im Westen und in der Mitte. In Belgien ist sie (nach Durand) durch alle Hauptteile des Gebiets verbreitet, ebenso ist sie in den Niederlanden (nach Heukels) durch das ganze Land nicht selten. Zwar wird sie von allen drei Königreichen der Britischen Inseln angegeben; doch machte mich ihr Fehlen in verschiedenen Listen der Gebrüder Smith betreffs ihrer Heimatsberechtigung in Schottland zweifelhaft. Daher wandte ich mich an Dr. W. G. Smith und erhielt von ihm die Auskunft, daß die Art wohl im mittleren Schottland und daher auch vermutlich im nördlichen Schottland nicht heimisch sei, ihr Vorkommen im

[1]) Vgl. Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. 36. 1894. S. 37.

[2]) Unter den Leitpflanzen der Buchenwälder der Krim nennt diese Art Rehmann (Zool.-bot. Ges. Wien. Bd. 25. S. 397); aus Wäldern, in denen neben andern Bäumen die Buche vorkommt, Radde (12, S. 203).

südlichen Schottland ihm zwar nicht bekannt sei, aber für nicht unwahrscheinlich gelten müsse, da sie im nördlichen England noch in Yorkshire ganz gemein sei. Dort findet sie sich meist in Hecken und an Waldrändern, sowie an lichten Waldstellen, besonders in Talschluchten. Ihre häufigsten Begleiter sind dort *Mercurialis perennis*, *Anemone*, *Scilla nutans* und *Lychnis diurna*. Durch Herrn Dr. Smith erhielt ich auch eine Auskunft über das Vorkommen in Irland von dem besten Kenner der Pflanzenwelt dieser Insel, R. L. Praeger. Er schreibt, daß die Art dort von einem Ende der Insel bis zum anderen vorkomme, aber seltener in den wilden Heiden und Sümpfen des Westens, sehr selten in Donegal sei. Da Wälder dort sehr selten sind und die Buche nicht heimisch ist, kann sie ihr nicht zugesellt sein. In den mehr bebauten Gegenden kommt sie hauptsächlich in Hecken vor, in wilderen Teilen in Talschluchten mit Hasel und Esche; diese sind dort ihre urwüchsigen Orte, dort wächst häufig *Primula vulgaris* neben ihr. Auf Lambuy, einer Insel unfern der Küste von Dublin County, ist sie häufig auf trockenen, steinigen Abhängen an der Küste, zusammen mit *Scilla nutans*; als einzige Decke kommt *Rubus fruticosus* vor. In Irland bringt sie reichlich reife Früchte hervor; ihre Blätter sind meist nicht gefleckt. Wie sie in der Nähe der Nordsee als urwüchsige Pflanze auch in Norddeutschland selten ist oder fehlt, so scheint sie gleichfalls in Dänemark wesentlich auf das Ostseegebiet beschränkt zu sein; sie fehlt in den vereinzelten Waldresten in Mitteljütland, ist daher nach Raunkiaer wahrscheinlich erst einige Zeit nach der Buche von Süden her eingewandert. In Skandinavien tritt sie nur in Schonen und auch da selten (Neuman) auf. Endlich ist sie noch von Bornholm bekannt.

In seiner Gesamtverbreitung reicht *Arum maculatum* also vielleicht weiter nach Westen, weniger weit nach Osten, stellenweise etwas weiter südwärts, etwas weniger weit nordwärts als die Buche, läßt sich aber immerhin noch mit ihr vergleichen, da die Hauptgebiete ihrer Verbreitung übereinstimmen. Als Pflanze des Buchenhochwalds und unteren [1]) Berglaubwalds nennt sie denn auch Drude aus dem hercynischen Florenbezirk neben vielen unserer wichtigsten Buchenbegleiter [2]), wie *Hepatica*, †*Ranunculus lanuginosus*, *Vinca*, *Veronica montana*, *Lysimachia nemorum*, 3 *Cephalanthera*-Arten, *Melica uniflora*, *Hordeum europaeum* und anderen, auch sonst oft mit Buchen zusammen auftretenden, aber weniger in ihrem Verbreitungsgebiet mit diesen zu vergleichenden Arten, wie **Neottia*, *Epipactis microphylla*, *Orchis purpureus*, *Platanthera montana*, *Cypripedilum*, †*Asarum*, *†*Sanicula*, †*Cardamine silvatica*, *†*Actaea* und *†*Asperula odorata*. Neben den durch * gekennzeichneten, sowie anderen wichtigen Buchenbegleitern wie *Acer pseudoplatanus*, **Tilia platyphyllos*, *Phyteuma spicatum*, *Galium silvaticum*, **Dentaria bulbifera* und *Hedera* nennt sie Gradmann aus dem Buchenhochwald der Schwäbischen Alb. Dagegen kommen neben *Arum* die mit † gezeichneten Arten in Buchenwäldern des Bakonywaldes vor (gleich *Melittis*, *Pirus torminalis* u. a.), was nach Kerners pflanzengeographischer Skizze „Der Bakonyerwald“ darum besonders beachtenswert ist, weil Bakony „Buchenheim“ bedeutet, wir es also da wahrscheinlich mit urwüchsigen Buchenwäldern zu tun haben.

Aber wenn auch unsere Art so häufig in Buchenwäldern vorkommt und so viele Ähnlichkeit in ihrer Gesamtverbreitung mit der unserer europäischen Buche hat, so ist sie doch andererseits (wie wohl sämtliche Buchenbegleiter) keineswegs an die Nähe der Buche unbedingt gebunden. Zunächst kommt sie

---

[1]) Am Vogelsberg steigt sie nach Spilger im Buchenwald neben *Allium ursinum* u. a. sogar in die obere Bergregion hinauf.

[2]) Vgl. Verhandl. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. 44. 1902. S. 114 f.

vielfach in Parks vor, ist also sicher durch Anpflanzung oder Verschleppung oft weiter verbreitet. Andererseits findet sie sich im hercynischen Bezirk auch in Auewäldern (12, Bd. 6), wo neben anderen weniger bezeichnenden Buchenbegleitern auch *Allium ursinum* gar häufig auftritt, und Gradmann führt sie aus der Schwäbischen Alb auch von Beständen der Bachränder an, als deren Hauptbaum *Alnus glutinosa* genannt wird. In der Nordschweiz wächst sie oft auf feuchten Wiesen, besonders im Schatten von Obstbäumen und Gebüschrändern oder Hecken. In Toskana findet sie sich in einem Kastanienwald.[1]) Jedenfalls erträgt sie sicher starken Schatten, wie die beiden gewöhnlichen Anemonen, *Asperula, Mercurialis perennis, Allium ursinum, Paris, Corydallis* u. a.[2])

Keimung. Nach Irmisch (22) keimen die gleich nach der Fruchtreife ausgesäten Samen in der Regel erst im nächsten Frühjahr. Scott und Sargant[3]) beobachteten indes in England die Keimung schon sogleich im Herbst, doch blieb die Pflanze während des ganzen folgenden Sommers unter der Erde, was auch mit den Beobachtungen von Irmisch übereinstimmt. Das Keimblatt

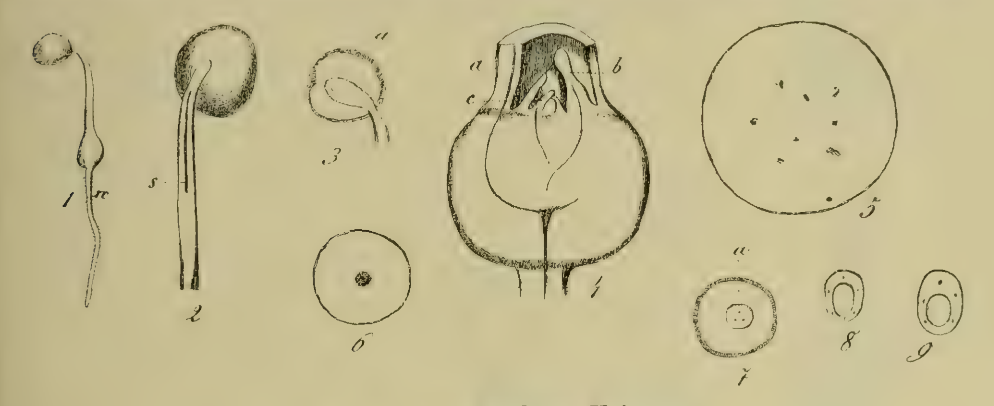


Fig. 18. *Arum maculatum*, Keimung.

1. Keimpflanze, anfangs Juni aus dem Boden genommen; 1:1. 2. Keimblatt von der Scheidenseite gesehen, s Scheidenspalte; 2:1. 3. Längsschnitt durch den Samen und die Spitze des Keimblattes; 2:1. 4. Senkrechter Durchschnitt durch die Basis des Keimblattes a, durch das Knöspchen b—c, die knollenförmig angeschwollene hypokotyle Achse und den obersten Teil der Hauptwurzel; 8:1. 5. Querschnitt durch den oberen Teil der Knolle; 8:1. 6. Querschnitt durch deren unteren Teil; 4:1. 7. Querschnitt durch den Samen und die Spitze des Keimblattes a; 3:1. 8. Querschnitt durch das Keimblatt an der Stelle, wo sich die Scheidenspalte befindet, 6:1. 9. Querschnitt durch den unteren geschlossenen Teil des Keimblattes; 6:1. (Nach Irmisch.)

sitzt mit seiner schwach verdickten Spitze im Samenkorn und saugt das Nährgewebe aus (Fig. 18, 1—3), während es mit seiner Basis aus dem Samen hervorwächst und dabei die Keimwurzel und Keimknospe mitnimmt und etwa $1^1/_2$ bis 2 cm abwärts in die Erde schiebt. Das Keimblatt steht auf einer kurzen Achse, welche sich schon frühzeitig knollenförmig verdickt und von deren unterem Ende die einfache, ziemlich dünne und mit kurzen Saughärchen versehene Hauptwurzel abgeht (Fig. 18, 1, 4). Abgesehen von seinem oberen soliden Teil, der etwas gekrümmt ist, bildet das Keimblatt eine lange, enge Scheidenröhre, die mittels eines langen, engen Spaltes sich nach außen öffnet, im übrigen aber geschlossen ist (Fig. 18, 2, 8, 9). In dem keulenförmigen, im Samen steckenden Teil des Kotyledon fand Irmisch 3 Gefäßbündel; sie trennen sich nach unten, und in dem Stiele, sowie in der Scheidenröhre beträgt ihre Zahl gewöhnlich 5. Diese treten in die knollige Achse ein,

[1]) S. Sommier nach Botan. Jahresber. Jahrg. 17. 1889. 2. Abt. S. 291.
[2]) H. Burckhardt nach Botan. Jahresber. Jahrg. 2. 1874. S. 974.
[3]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 26. 1898. 2. Abt. S. 252.

wo sie in dem oberen Teile durch breite Parenchymmassen getrennt sind, nach unten aber immer mehr und mehr zusammentreten und sich dann als eines in die Hauptwurzel fortsetzen (Fig. 18, 5, 6, 8). Das Parenchym der Knolle ist mit Ausnahme der schmalen äußersten Schicht ganz mit Stärke angefüllt. Die Keimwurzel erreicht eine Länge von ca. $1^1/_2$ cm und stirbt nachher, ebenso wie der Kotyledon, ab. Das Keimknöspchen entwickelt ein mit dem Keimblatt abwechselndes niedriges Scheidenblatt, welches noch ein zweites umschließt.

Im Sommer des Keimungsjahres, nach dem Absterben von Keimblatt, Hauptwurzel und 1—3 von den Scheidenblättern, bleibt das Knöllchen, welches oben die Knospe trägt, 1—2 Monate ziemlich unverändert liegen; im Herbst erscheinen ober-

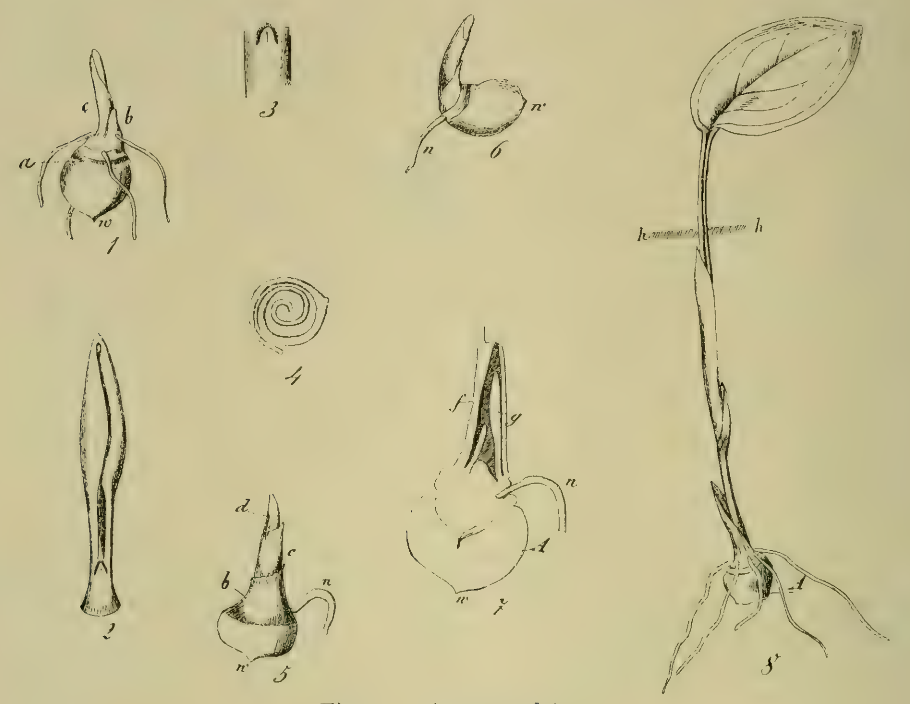


Fig. 19. *Arum maculatum.*

1, 5, 6. Keimpflanzen, Mitte September aus dem Boden genommen; w Stelle, wo die Hauptwurzel saß, n Nebenwurzel, a—d Reihenfolge der Blätter; 2 : 1. 2. Das junge Laubblatt einer solchen Pflanze, 6 : 1. 3. Scheidenmündung eines jungen Laubblattes; 12 : 1. 4. Rollung der Laubblattspreite. 7. Senkrechter Durchschnitt durch die Knolle, die Basis des Laubblattes f und das folgende Blatt g; die Blätter unterhalb des Blattes f sind weggenommen; 4 : 1. 8. Keimpflanze im 2. Jahre, anfangs April; A die verschrumpfende Knolle; 1 : 1. (Nach Irmisch.)

halb der Stelle, wo das Keimblatt stand, einige (3—6) Nebenwurzeln, und der Endtrieb fängt an zu wachsen, indem sich über den vertrockneten allmählich 1—3 frische, weiße Scheidenblätter hervorschieben (Fig. 19, 1, 5, 6). Das innerste von ihnen umschließt das mit seiner eiförmigen Spreite einfach gerollte erste Laubblatt (Fig. 19, 2—4, 7). Von den Nebenwurzeln sind eine oder zwei stärker als die übrigen und verkürzen sich etwas, infolge davon wird die Knolle nach derjenigen Seite, aus welcher diese Wurzeln entspringen, herabgezogen, und zwar nach Scott und Sargant (a. a. O.) bis zu einer Tiefe von 7 cm unter der Erdoberfläche. In diesem Zustand überwintert die junge Pflanze, und im nächsten Frühjahr treibt die Knospe das erste Laubblatt über die Erde. Dieses hat eine geschlossene

Scheide, deren Mündung, ein feiner, kurzer Spalt, auf einem niedrigen, kegelförmigen Vorsprung steht; es ist lang gestielt, und auch die Scheidenblätter haben sich bedeutend gestreckt (Fig. 19, 8). So erscheint also das erste Blatt in der Regel erst im 3. Jahre nach der Samenreife über dem Boden, doch beobachtete Irmisch es ausnahmsweise auch schon im Herbst des zweiten Jahres. Seine Scheide schließt, ganz wie an älteren, nicht blühenden Pflanzen, ein Blatt ein, das eine ganz deutliche Spreite besitzt, aber nicht auswächst. Die zuerst gebildete Knolle schrumpft nun allmählich ein, und die Knospe entwickelt eine neue (20, 37).

Von dieser ersten vegetativen Entwickelung fand Irmisch später keine wesentlichen Abweichungen mehr; Scott und Sargant heben noch hervor, daß ein pfeilförmiges Blatt erst im vierten Jahre entsteht und die Pflanze, wenigstens der Regel nach, erst im siebenten zur Blüte kommt. Indem immer eine Knolle abstirbt und eine größere sich wieder bildet, jedesmal aber im Herbst Beiwurzeln aus den Blattknoten hervorsprießen, macht die Pflanze mehrere Verstärkungsjahre durch. Allmählich entwickeln sich, wenn die Knolle größer geworden, eine oder mehrere Seitenknospen, welche Knollen bilden können, die mit dem Absterben der Mutterknolle frei werden; endlich wird die Pflanze kräftig genug, um einen endständigen Blütenstand zu bilden, und die Verjüngung erfolgt dann sympodial (**154**).

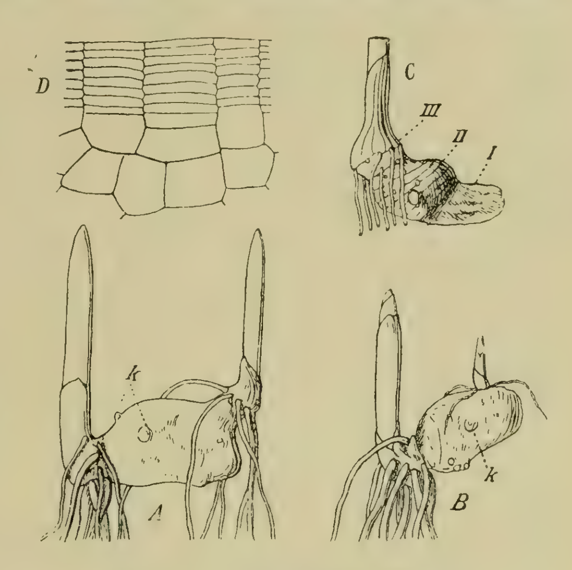


Fig. 20. *Arum maculatum*, Knolle.

A, B zwei noch nicht blühbare Knollen im Dezember, sie haben je 2 kräftige Schosse neben kleineren, nicht zur Entwicklung kommenden Knospen k; 1:1. C junge, noch nicht blühbare Pflanze im April; II die noch frische vorjährige Knolle, I die ausgesaugte und ganz zusammengefallene 2jährige Knolle, III diesjährige, erst im Lauf des Sommers ihre volle Größe erreichende Knolle; 1:1. D Querschnitt durch die Korklage der Knolle, stark vergr. (Nach Raunkiaer.)

Die Knollenbildung der Keimpflanzen des ersten Jahres weicht hiernach bei *Arum* insofern von der bei *Colchicum autumnale* und *Gladiolus communis* ab, als sie nicht, wie bei diesen, aus Gliedern der epikotylen Achse, sondern aus einem hypokotylen Teile hervorgeht, ähnlich wie bei *Carum bulbocastanum* und bei *Corydallis*-Arten, die sich aber sonst wieder anders verhalten (20).

Die Wuchsverhältnisse der völlig erstarkten Pflanze wurden auch hauptsächlich von Irmisch (87) geschildert. Die Knolle (Fig. 20, A—C) ist der von der vorjährigen Pflanze übrig gebliebene verdickte Erdsproß; sie liegt meist wagerecht, selten ganz aufrecht. Bei den unserem Gebiet angehörigen Arten ist sie von eiförmiger oder länglicher Gestalt und trägt auf einer Erhöhung die oberirdisch werdenden Sproßteile. Die Narben der abgestorbenen Blätter sind gewöhnlich undeutlich; an der Stelle, wo die vorjährige und die zur diesjährigen Pflanze gehörige Achse zusammenstoßen, befindet sich meist eine Einschnürung. Häufig findet man an der vorjährigen Knolle noch andere, mehr oder minder ausgebildete Knospen. Wie auch die übrigen Teile der Pflanze enthält die Knolle einen scharfen Giftstoff, der sie gegen Tierfraß schützt; doch ist dieser flüchtig, sodaß die geröstete

Knolle nach C. Huber[1]) sogar zur Brotbereitung benutzbar ist. Da die in den Knollen enthaltenen Rhaphiden beim Kochen keine Veränderung erleiden, kann die giftige Wirkung nicht auf sie zurückgeführt werden (27). Innerhalb der schützenden Korkschicht (Fig. 20 D) besteht die Knolle nur aus stärkereichem Parenchym mit zerstreuten Gefäßbündeln. An ihrem Vorderende sitzt ein kräftiger Verjüngungssproß, hinter diesem finden sich ein oder wenige schwächere Vermehrungssprosse, von denen sich indessen der Regel nach nur einer entwickelt, und auch dieser nicht immer; die andern bleiben als kleine Narben sitzen. Schon im Herbst sind die Sprosse für das kommende Jahr weit entwickelt und bereit, die Erdschicht im nächsten Frühjahr zu durchbrechen, sobald die Temperatur dies zuläßt; ebenso sind neue Wurzeln aus dem Grunde des Sprosses hervorgewachsen und haben die umgebenden Blätter durchbrochen (154). Die Faserwurzeln, welche einfach, sehr lang und unbehaart sind, entspringen zahlreich ringsum aus dem Grunde der diesjährigen Pflanze. Die Stengelglieder des neuen, schon etwas verdickten Erdsprosses sind unentwickelt; sie tragen zu äußerst 4 – 6 weißhäutige, bald verwesende Scheidenblätter (Fig. 21 A, d und e), von denen die inneren immer höher sind als die äußeren; alle sind weit hinauf geschlossen und stehen spiralig. Auf sie folgen die erst im Frühjahr erscheinenden, vollkommenen Laubblätter, von denen an blühenden Pflanzen meist zwei vorhanden sind. Sie haben einen die Spreite meist um das Doppelte an Länge übertreffenden, am unteren Drittel scheidenförmigen Stiel und eine spießförmige bis fast pfeilförmige Spreite, deren vorderer Lappen länglich, bis doppelt so lang ist, wie die rückwärts gerichteten oder etwas spreizenden seitlichen. Das äußere der beiden Blätter (Fig. 21 A) umschließt mit seinem hohen geschlossenen Scheidenteil das innere, sowie dieses wieder den Blütenstengel, dessen erstes Blatt mit dem obersten Laubblatt der Grundachse abwechselt. Oft ist nur ein ausgewachsenes Laubblatt vorhanden, dann fand Irmisch (87), daß das zweite oder oberste nicht zur Entwickelung gekommen war. Seltener fand er vier Laubblätter angelegt, von denen aber nur die beiden äußeren sich vollständig entwickelt hatten, die beiden inneren oder oberen aber ganz unvollkommen geblieben waren. Immer entsteht die Hauptknospe, welche im nächsten Jahr den Blütenstand erzeugt, in der Achsel des vorletzten Blattes. Das erste Scheidenblatt wechselt mit seinem Schutz- oder Mutterblatt ab. In der Achsel der Scheidenblätter finden sich meist kleinere Knospen, die dann im nächsten Jahre auf der Knolle sitzen.

Die noch nicht blühenden Pflanzen haben 1 oder 2 Laubblätter. Die Hauptknospe steht bei ihnen immer in der Scheide des obersten Blatts, ist also endständig. Diese Knospe ist hier auch anders gebaut, als bei den blühenden Pflanzen, indem nämlich ihre ersten Blätter nicht bloße Scheidenblätter (wie an der Hauptknospe der blühenden Pflanze), sondern der Anlage nach vollkommene, mit Spreite und kleinem Blattstiel versehene Laubblätter sind (Fig. 19). Nach der Blütezeit wird die Achse der diesjährigen Pflanze, deren Blätter und Blütenstengel verwesen, zur Knolle; die vorjährige Knolle ist dann meist schon verbraucht, dauert also nicht so lange, wie z. B. bei *Liparis* (87).

Der blühende Sproß (Fig. 21 A u. B) beginnt mit 4—6 dünnen, scheidenförmigen, schraubig gestellten Niederblättern, von denen ein jedes ein gutes Stück über das vorangehende hervorragt; sie wachsen alle im Herbst heran, und die untersten sind zur Blütezeit bereit sich aufzulösen. Oberhalb der Niederblätter sitzen im allgemeinen zwei, selten drei oder vier Laubblätter, worauf der verlängerte Stengelteil folgt, welcher auf seiner Spitze den Blütenstand trägt. Der unterste kurzgliederige Teil des Stengels, welcher die Blätter trägt, wird im Lauf des Sommers all-

[1]) 24. Jahresber. d. Ver. f. Naturk. Linz 1895, S. 1—21.

mählich länger und dicker, füllt sich mit Reservestoffen und wird so zu einer neuen Knolle, während die alte entleert ist und eingeht (**154**).

Der Verjüngungssproß, welcher eine ausgeprägte Kraftknospe ist, sitzt wie bei *Calla* in der Achsel des zweitobersten Blattes, also, da meist nur zwei



Fig. 21. *Arum maculatum.*

A blühende Pflanze; I alte, II neue Knolle, br Beiwurzeln, d, e die zwei obersten noch frischen Niederblätter, f, g, h Laubblätter, i den Blütenstand umschließendes Hüllblatt. B unterster Teil einer blühenden Pflanze, f, g, h Laubblätter, i Niederblatt. (Nach Raunkiaer.)

Laubblätter ausgebildet sind, gewöhnlich in der Achsel des untersten Laubblattes. Diese Knospe wiederholt in ihrer Entwickelung den Muttersproß. Die Niederblattknospen, soweit sie zur Ausbildung kommen, sind kleine Knollen, welche wie die vom Keimling ausgehenden Knollen mehrere Verstärkungsjahre durchmachen müssen, bevor sie zur Blüte kommen; bis dies geschieht, verjüngt sich die Knolle monopodial mit Hilfe der Endknospe. Die Niederblätter der noch nicht blühbaren Pflanzen haben eine Andeutung der Blattspreite, was dagegen bei den Niederblättern der blühenden Pflanzen nicht der Fall ist (**154**).

Im Stengel liegen die Gefäßbündel, denen Bastbeläge fehlen, im lockeren, dünnwandigen Grundgewebe zerstreut. Mechanisches Gewebe ist nur als ein Kreis verhältnismäßig schwacher kollenchymatischer Stränge, welche dicht unter der Oberhaut, gleichsam außerhalb der äußersten Gefäßbündel liegen, vorhanden, aber von diesen getrennt (**154**).

Die Blätter sind in Norddeutschland meist[1]) mit unregelmäßig zerstreuten, schwarzen oder braunpurpurnen Flecken versehen, während diese Form (*maculatum* Aschers. u. Gr.) im südlichen Gebiet seltener ist als die mit ungefleckter Spreite (*immaculatum* Aschers. u. Gr.).

Die Blätter wie die Knollen enthalten Rhaphiden. Darauf hat man früher ihre giftige Wirkung zurückgeführt. Doch hat Lewin (27) gezeigt, daß auch rhaphidenfreie Teile der Pflanze entzündungserregend wirken. Sicher ist, daß Schnecken, Kaninchen und Meerschweinchen die Blätter zu fressen versuchen, bald aber davon ablassen. Bei Meerschweinchen bemerkte Lewin, daß sie nachher ihre Schnauze putzten, was er als Zeichen dafür ansieht, daß sie eine Reizung der Schleimhaut ihres Maulinnern verspürten.

Der krautige Blattstiel von *A. maculatum* ist ungefähr wie der Stengel gebaut; er zeigt gleich unter der Oberhaut einen Kreis von kollenchymatischen Strängen, zu deren Seiten Milchröhren liegen (5). In der normalen Epidermis der Blätter beobachtete Dalitzsch (5) das Auftreten von Chlorophyllkörnern; auf der Blattunterseite liegen 2—3 mal so viele Spaltöffnungen, wie auf der Oberseite. Das Assimilationsgewebe ist an der Oberseite der Blattspreite dicht, was dieser eine dunkle Färbung im Vergleich zur Unterseite verleiht. Die Palissadenzellen an der Oberseite bilden fest aneinanderschließend zwei Schichten, in denen, im Gegensatz zu anderen Familienangehörigen, Luftlücken fehlen. Bei weniger vollkommenen Blättern wird nur eine Lage von Palissadenzellen gebildet. Sie sind von einer sehr lang gestreckten Gestalt, mindestens 4 mal so hoch wie breit. Das Assimilationsgewebe der Blattunterseite ist sehr locker, da die Zellen des Schwammgewebes eine sternförmige Gestalt haben. Bei *A. maculatum* treten in ihnen Kristalle von oxalsaurem Kalk auf. Dicht unter der Epidermis der Oberseite liegen (bei *A. italicum*) Rhaphidenkammern von der doppelten Größe der Palissadenzellen, sie sind vollständig chlorophyllfrei und enthalten einen sehr feinkörnigen Schleim. Wie bei *Calla* ist die Spreite an ihrer Spitze mit Wasserspalten ausgestattet (5).

Die Wurzeln der *Areae* besitzen nach Treub[2]) in ihrem Meristem nur zwei gesonderte Initialgruppen, eine für den Zentralzylinder, die andere gemeinsam für Haube und Grundmeristem. Die Oberhaut der Wurzeln war bei allen von Lierau (28) untersuchten *Areae* (darunter *A. maculatum*, *A. orientale*, *Biarum*

---

[1]) In Schleswig-Holstein gilt dies nicht immer, wie ich aus Erfahrung weiß; für Dänemark gibt Raunkiaer ebenso wie Prahl für Schleswig-Holstein die gleichfarbige Form als die häufigste an; auch für Nordwest-Deutschland sagt Buchenau nur „oft braungefleckt", während in Nordost-Deutschland nach Ascherson und Graebner nur die braungefleckte Form vorkommen soll.

[2]) Vgl. Botan. Jahresber. Jahrg. 4, 1876, S. 413.

und *Dracunculus*) zart, in der Rinde fanden sich Rhaphiden und im axilen Strang außer bei *Dracunculus* (und *Spathicarpa*) Sekretbehälter. Bei *A. maculatum* sind die Wurzeln stets unverzweigt. Die im Herbst entstehenden, welche von der Unterseite der Knollen entspringen, sind mit einer Bohrspitze versehen und als Zugwurzeln (**56**) ausgebildet. Sie sind von kräftigerer Bildung, haben einen Durchmesser von 2 mm und zeigen im basalen Querschnitt durchschnittlich 15—20 Lagen von Rindenzellen. Diese sind sämtlich anfangs ungefähr isodiametrisch; bald fangen indessen die Zellen der äußersten Lagen mit Ausnahme der zunächst unter der Epidermis liegenden an, ihren Querschnitt zu vergrößern, und ein gleiches tun in zentripetaler Reihenfolge fortschreitend die übrigen. Im folgenden Frühjahr, während der Blütezeit, befinden sich durchschnittlich nur noch 5 Lagen der innersten Rindenzellen in turgeszentem und tätigem Zustand; sie sind in der Längsrichtung stark verkürzt, in der Querrichtung jedoch an Umfang bedeutend gewachsen, die der inneren Lagen in der Richtung des Radius der Wurzel gestreckt. Alle übrigen Rindenzellen sind jetzt kollabiert und liegen zusammengedrückt in Form einer hohlzylindrischen Masse zwischen der aktiven inneren und der passiven äußeren Rinde. Die Folge dieser Veränderungen tritt an den durch kräftige Ausbildung ausgezeichneten Wurzeln dadurch äußerlich hervor, daß sie an ihrer Basis eine starke wellige Faltung des Periderms zeigen, die nach der Spitze hin bis zum Verschwinden abnimmt und auf eine Zusammenziehung der Wurzeln hindeutet. Durch sie wird bewirkt, daß die als Reservestoffbehälter dienende Knolle, von der aus die Pflanze sich erneut, immer etwa in gleicher Tiefe liegt; sie beträgt bei unserem *Arum* 6—12 cm, und diesen im Vergleich zu ihrer Größe bedeutenden Weg müssen die Sprosse zurücklegen, bis sie an die Oberfläche gelangen.

Der ganze Vorgang der Wurzelverkürzung und ihre Folgen sind von Rimbach sorgfältig untersucht worden (Fig. 22). Die Zusammenziehung beschränkt sich auf den basalen Teil der Wurzeln und beträgt bei den stärker kontraktilen bis zu 50 %; sie beginnt an starken Wurzeln 20—25 mm hinter ihrer Spitze. Durch diese Verkürzung wird die Knolle so bedeutend nach abwärts gezogen, daß ihr Vorderende tiefer zu liegen kommt als das Hinterende; auch die später gebildeten Knollen behalten diese schief abwärts oder sogar senkrecht nach unten gerichtete Lage bei, und ihr Vegetationspunkt rückt infolge des Zuges der Wurzeln sowie infolge des eigenen Längenwachstums jährlich um eine gewisse Strecke in die Tiefe. Diesem Abwärtswandern wird dadurch ein Ziel gesetzt, daß die Zugwurzeln in größerer Tiefe weniger kontraktionsfähig werden und die Knolle immer weniger und schließlich gar nicht mehr aus ihrer Lage bringen. Das letzte tritt ein, wenn der Vegetationspunkt ca. 10 cm unter die Erdoberfläche gelangt ist; dann wächst die Knolle, die jetzt auch ihre endgiltige Größe erreicht zu haben pflegt, horizontal weiter. Wenn jedoch solche tief sitzenden Pflanzen in oberflächliche Lage versetzt werden, was in der Natur an Abhängen durch Erdrutsch, Wegschwemmung der Erde durch Regen und dergl. häufig vorkommt, so bilden sich nach einiger Zeit wieder stärker kontraktile Wurzeln, durch deren Zugwirkung sie wieder abwärts geführt werden. Rimbach beobachtete an der Wurzel eines solchen Exemplares eine Verkürzung bis zu 30 mm und stellte eine durch die Wurzel allein herbeigeführte Abwärtsbewegung der Knolle um 15 mm in einer Vegetationsperiode fest. Ob die Knollen von selbst infolge von wechselnder geotropischer Fähigkeit eine abwärts führende Wachstumsrichtung einzuschlagen im stande sind, läßt Rimbach dahingestellt. Von den 30—40 Wurzeln einer erwachsenen Pflanze ist etwa die Hälfte stärker kontraktil. Die übrigen, welche seitlich oder nach oben von der Knolle hinauswachsen, sind es nicht und haben nur einen Durchmesser von etwa 1 mm. Wurzelhaare werden in feuchter Erde nicht gebildet, entstehen aber in trockenem Boden oder in

feuchter Luft. Die Wurzeln erscheinen im September, wachsen ziemlich schnell und beginnen sofort sich zu verkürzen; dies dauert während des Herbstes fort, im Winter steht die Entwickelung still, im folgenden Frühjahr funktionieren die Wurzeln nur noch als Nährwurzeln und sterben nach dem Welkwerden der Blätter, im Juli, ab (34, 35, 36, 37). Das schnelle Absterben der älteren Teile der Grundachse hat ein Wanderungsvermögen der Pflanze zur Folge, welches in einem Jahre etwa 1—3 cm beträgt.

Der Blütenstand (Fig. 23) ist ein Kolben, der von einem meist um einige cm über ihn hinausragenden Hüllblatt umgeben ist. Wie die Blattspreiten wird er ziemlich hoch emporgehoben, doch erreicht der Teil des Blüten tragenden Sprosses

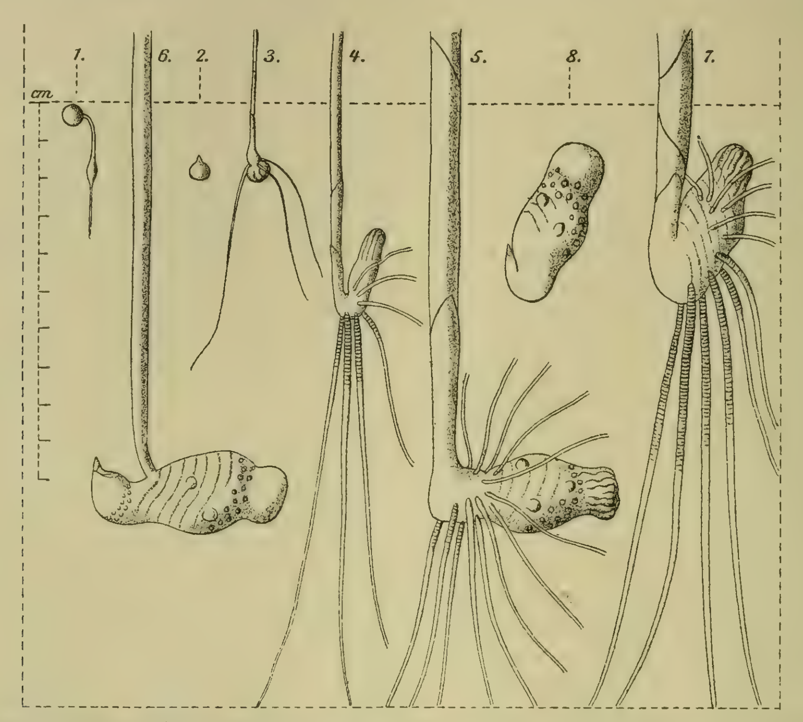


Fig. 22. *Arum maculatum*, Erreichung der Normaltiefe im Boden durch die Knollen.
Die obere horizontale Linie bedeutet die Oberfläche der Erde. 1 Lage des Pflänzchens während der Keimung. 2 Das ruhende Knöllchen nach der Keimung. 3 Exemplar im zweiten Jahre mit dem ersten Blatte. 4 Junges absteigendes Exemplar. 5 Erwachsenes Exemplar in normaler Tieflage, im Mai. 6 Dasselbe während der Fruchtzeit, im August. 7 Erwachsenes Exemplar in oberflächlicher Lage, absteigend, im August. 8 Dasselbe während der Ruhe, im August. 1:2. (Nach Rimbach.)

unterhalb des Hüllblattes meistens kaum die Länge des Blattstieles. Der Blütenstand enthält im Gegensatz zu den anderen Teilen der Pflanze keine Rhaphiden und besitzt demnach keinen Schutz gegen Schneckenfraß; deshalb findet man an ihm auch häufig Schnecken, welche davon fressen [1]).

Der unterste Teil des Hüllblattes ist dicht um den die Blüten tragenden Teil des Kolbens gerollt, während der oberste Teil zur Blütezeit offen ist, im Knospenzustand aber den Blütenstand ganz einschließt. Der nachher freie Teil des Hüllblattes ist auf der Innenseite weißlich, dient daher ebenso wie der keulen-

[1]) F. Delpino. Sulla impollinazione dell' Arum Dracunculus. Malpighia, vol. 3. 1890, S. 385—395.

förmige, frei herausragende, gelbliche oder violette obere Teil des Kolbens zur Anlockung von Kerfen, meist kleinen Mücken (*Psychoda*). Als weiteres Anlockungsmittel dient der zur Blütezeit starke, harnartige Geruch des Blütenstandes. Der Kolben ist in seinem ganzen oberen Teile nackt, an seinem Grunde trägt er eine mit weiblichen Blüten, darüber eine mit männlichen Blüten besetzte Zone. Der Fortsatz des Kolbens ist aus einem bleich-gelben Stiel allmählich, selten etwas plötzlich, in die gestutzte, keulenförmige Spitze verdickt, die kürzer oder länger als ihr Stiel ist (1).

Bei der Form mit ungefleckten Laubblättern ist das Hüllblatt am Grunde weißlich, in der Mitte der Röhre purpurn und hat eine eiförmig-lanzettliche, innen grünliche oder am Rande trüb-purpurne Spreite, der außerhalb des Hüllblatts stehende Fortsatz ist gelblich. Dagegen bildet bei f. *maculatum* das Hüllblatt oberhalb der Mitte eine purpurne Röhre und hat eine eiförmig lanzettliche, innen grünliche mit dunkelpurpurnen unregelmäßigen Flecken besetzte Spreite, während der Fortsatz der Ähre grünbläulich ist. Beide bei uns vertretenen Formen besitzen über den männlichen Blüten verkümmerte geschlechtslose Blüten in 4—6 Kreisen, während in Süd-Europa (nordwärts bis Dalmatien) sowie in Siebenbürgen noch zwei Formen unserer Art vorkommen, die über den männlichen Blüten zahlreiche Kreise von geschlechtslosen Blüten haben (1). Bei allen Formen sind diese verkümmerten Blüten borstenförmig ausgebildet mit abwärts gerichteten Spitzen. Sie gestatten kleinen Besuchern das Einkriechen in den Blütenstand, verhindern aber ein Hinausfliegen und verwandeln also den Blütenstand mit dem umgebenden Hüllblatt in eine „Kesselfalle“. Unterhalb dieser Borsten sitzen die männlichen Blüten, dann folgen wieder geschlechtslose und schließlich weibliche Blüten in solcher Zahl, daß der weibliche Teil des Blütenstandes meist 3—4 mal so lang wie der männliche ist. Beide Arten Geschlechtsblüten sind nackt; die männlichen bestehen aus 3—4 Staubblättern mit sitzenden Staubbeuteln, die mit eiförmigen Löchern aufspringen, die weiblichen aus einem Fruchtknoten, der eine sitzende Narbe trägt und 6 oder mehr wandständige, an der der Achse zugekehrten Wand befestigte, geradläufige [1]) Samenanlagen enthält (40).

Die Blütezeit fällt in den April und Mai; der Blütenstand wird dadurch zugänglich, daß der obere Teil des Hüllblattes seine vorher übereinandergreifenden Ränder ausbreitet, sodaß aus dem so gebildeten Eingang

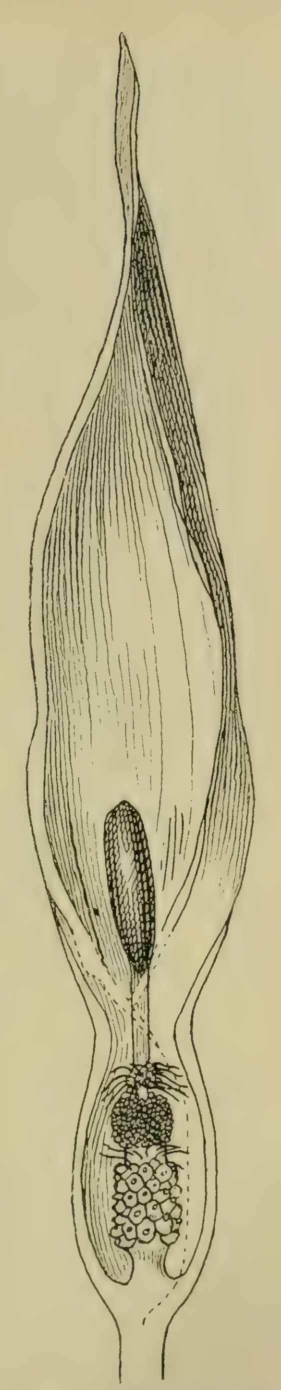


Fig. 23. *Arum maculatum*. Blütenstand nach Wegnahme des vorderen unteren Teiles der Blütenscheide; 1:1. (Orig. Kirchner.)

---

[1]) In dieser Beziehung herrschen Verschiedenheiten innerhalb der Familie; vgl. *Calla* und *Acorus*; alle *Areae* scheinen mit *Arum* darin übereinzustimmen.

der nackte Teil des Kolbens herausragt. Die weiblichen Blüten, deren Narbe nach Delpino (32) kurzlebig ist, aber in der abgesonderten Flüssigkeit Zucker enthält (11), sind vor den männlichen entwickelt, der Blütenstand ist also metandrisch. Sobald die Narben zur Aufnahme des Pollens fähig sind, öffnet sich der obere Teil des Hüllblattes; dies geschieht meist zwischen 5 und 6 Uhr Nachm. Zu der Farbe des Hüllblattes und des nackten Kolbenendes, sowie zu dem urinösen Geruch des Blütenstandes gesellt sich als Mittel, um Besucher anzulocken, auch noch die beträchtliche Wärmeentwickelung [1]), die während des Blühens innerhalb des Hüllblattes stattfindet und die eine solche Höhe erreichen kann, daß die eingeschlossene Luft eine bis um 16° höhere Temperatur als die äußere annehmen und mehr als einen Tag lang diese Erwärmung beibehalten kann. Jedenfalls sind diese Lockmittel sehr wirksam, um kleine Zweiflügler zum Besuch der Blüten zu veranlassen, denn es sollen zeitweilig bis zu 4000 solcher in einem Blütenstand, be-

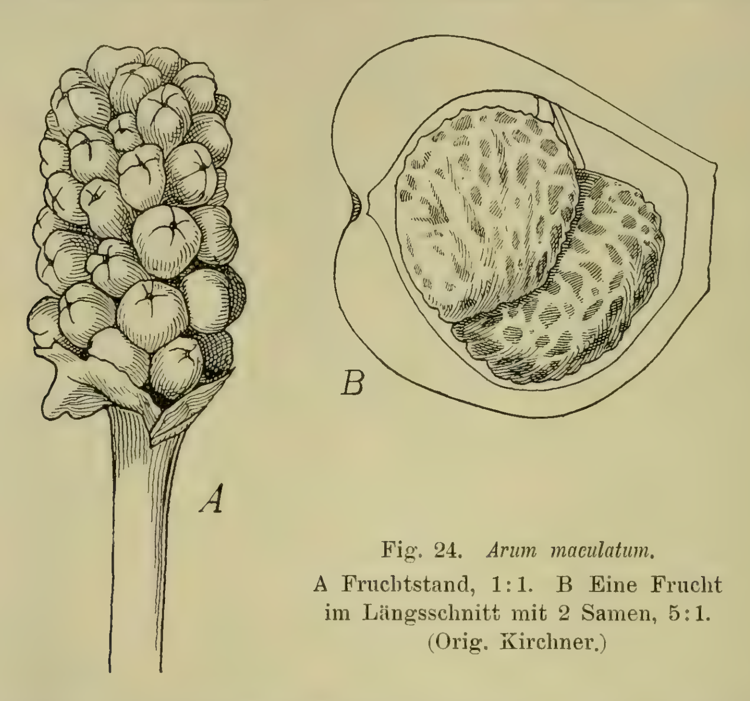


Fig. 24. *Arum maculatum.*
A Fruchtstand, 1:1. B Eine Frucht im Längsschnitt mit 2 Samen, 5:1. (Orig. Kirchner.)

sonders während des männlichen Zustandes, vorkommen. Sicher erwiesen als Bestäuber scheint nur *Psychoda phalaenoides* L. zu sein. Tiere dieser Art kommen meist mit dem an einem früher besuchten Blütenstand gesammelten Pollen beladen und dringen zwischen den Borsten hindurch in den vom unteren Teil des Hüllblattes gebildeten Kessel. Beim Versuche, dem Lichte zufliegend diesen wieder zu verlassen, stoßen sie gegen die ihn verschließenden Borsten und setzen beim Umherfliegen oder Herumkriechen den mitgebrachten Pollen mit Sicherheit auf die empfängnisfähigen Narben ab. Nach erfolgter Bestäubung sondert die Narbe einen Safttropfen aus, den die Fliegen begierig verzehren. Nachher erst öffnen sich die Staubbeutel, und ihr pulveriger gelber Pollen fällt auf den Grund des Kessels und auf die dort gefangenen Insekten herab. Nun werden die den

[1]) Diese wurde zuerst von Lamarck (Flore française. Ed. I. 1777, vol. 3 p. 1150) beobachtet; Gärtner (51), der dies anführt, weist darauf hin, daß die Wärmeentwickelung nicht an einen bestimmten Zeitpunkt gebunden ist.

Kessel oben verschließenden Borsten welk, auch das Hüllblatt wird so schlaff, daß seine Ränder nicht mehr zusammenschließen, und die Besucher können entweichen, um alsbald, auch wenn man ihr Gefängnis gewaltsam öffnet, in ein anderes ähnliches hineinzukriechen (**32**, **142**, **102**).

Spontane Geitonogamie durch Herabfallen von Pollen auf die Narben der unten stehenden Fruchtknoten scheint bei der ausgeprägten Metandrie ausgeschlossen zu sein.

Nach der Befruchtung schwellen die Fruchtknoten rasch an, das Hüllblatt verwelkt schnell und wird dann von dem Fruchtstand abgesprengt, um diesen frei und sichtbar zu machen. Auch der ganze obere Teil des Kolbens vertrocknet, während der untere Teil seiner Achse bedeutend heranwächst, um den nötigen Raum für die heranwachsenden Früchte zu gewähren (Fig. 24 A). Diese entwickeln sich zu scharlachroten Beeren mit ziemlich dünner Wandung und 1—4 Samen (Fig. 24 B). Obwohl kaum bezweifelt werden kann, daß die Früchte durch Vögel verbreitet werden, scheinen keine unmittelbaren Beobachtungen darüber vorzuliegen. Auch sollen sie giftig sein, was ihrer Verbreitung natürlich hinderlich sein würde. Die Samen sind spezifisch schwerer als Wasser, fast kugelig oder etwas zusammengedrückt, 6—7 mm im Durchmesser, von einer graubraunen Farbe. Die runzelig-grubige Samenschale besteht aus großen, zarten, zusammengefallenen Zellen. Das reichliche Endosperm hat eine hornig-mehlige Beschaffenheit und besteht außen aus 2—3 Reihen sehr dickwandiger Zellen, deren Außenwände eine Dicke von 30 bis 40 μ erreichen, während die Zwischenwände 15—20 μ dick sind; das innere Endospermgewebe ist zartwandig und führt Stärke (**135**). Der Embryo ist von länglich-keulenförmiger Gestalt und liegt mit seinem Wurzelende vom Nabel des Samens abgewendet; es sind an ihm schon alle wesentlichen Organe des Keimpflänzchens zu unterscheiden (22).

4. Arum italicum L.

Diese Art steht dem *A. maculatum* so nahe, daß Ascherson u. Graebner (1) sie damit zu einer Gesamtart vereinigen; deshalb mußte im vorhergehenden schon mehrfach auf *A. italicum* hingewiesen werden.

Sie vertritt im südlichen Gebiet vielfach unsere deutsche Art, denn sie ist, wie diese, eine Pflanze schattiger Orte. Das mitteleuropäische Gebiet wird von ihr als urwüchsiger Pflanze nur im eigentlichen Süden erreicht, in solchen Gegenden, die schon mehr mittelländisches als mitteleuropäisches Gepräge tragen, nämlich im Kant. Tessin um Lugano, besonders bei Gandria, im Distrikt von *Ostrya carpinifolia* des Ölbaumgebietes [1]), und in Südtirol bei Arco am Wege von Oltresarca [2]) nach Marza und bei Riva (10) [3]), aber nicht in entsprechenden anderen Gebieten des österreichischen Kaiserstaates. Nach Norden reicht sie durch Istrien bis Cormons-Gradisca-Sagrado zum kroatischen Küstengebiet, sowie bis Dalmatien und zur Herzegowina. Wesentlich weiter nordwärts findet sie sich in Westeuropa. In den Niederlanden ist sie zwar schon lange beobachtet, aber, wie schon F. W. van Eeden [4]) angab, wohl sicher nur verwildert, indessen jetzt ganz eingebürgert; für Belgien wird sie nach Durand nur mit Unrecht angegeben. Sie kommt ferner in Frankreich, besonders in der Provence, in der Dauphiné bis zum südlichsten Teil der Dép. Rhône und Ain, und an der Riviera vor (1),

---

[1]) S. Calloni nach Botan. Jahresber. Jahrg. 9, 1881, 2. Abt. S. 600.

[2]) J. Murr in Allg. botan. Monatsschr. 1904, S. 41.

[3]) Alle anderen Angaben fälschlich nach Dalla Torre und Sarnthein, Flora der Blütenpflanzen von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein, Bd. 1, 1906, S. 408.

[4]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 2, 1874, S. 1056.

dagegen nur selten im Nordwesten und in der Mitte; in den Tälern von Lot und Dordogne findet sie sich an geschützten Stellen mit einigen anderen südlichen Arten [1]); auch im Jura von Savoyen tritt sie mit mittelländischen Arten zusammen auf [2]). In Süd-England dürfte sie urwüchsig sein; sie findet sich da mit *A. maculatum* zusammen, doch an schattigeren Orten als dieses, in West-Cornwall; auf Jersey und Guernsey scheint sie das einzige *Arum* zu sein [3]); auch findet sie sich, wenn auch selten. auf der Insel Wight [4]), ferner in Dorsetshire [5]), Kent [6]) und anderen Teilen von Süd-England [7]). Im Osten reicht sie nach Asien im kolchischen Gebiet am Fuß des großen Kaukasus nur eben hinein (12, Bd. 3, S. 139), und im Süden geht sie bis nach Cypern, Nordafrika und auf die Kanaren (1).

Wie ihre Gesamtverbreitung vorwiegend mittelländisch, zeigt sich dies auch hinsichtlich ihrer Standorte und ihrer Begleiter. So wächst sie in den illyrischen Ländern unter immergrünen Gehölzen. Von den zahlreichen Arten, die an solchen Orten auftreten, kommen mit ihr im oberen Wardartal in Nord-Albanien vor: *Haynaldia villosa, Ficus carica, Nigella damascena, Bupleurum aristatum, Crozophora tinctoria, Euphorbia myrsinites, Buxus sempervirens, Coronilla scorpioides, Salvia horminum, S. sclarea,* **Ziziphora capitata,* **Nepeta cataria,* **Teucrium polium,* **Phyteuma limoniifolium, Galium purpureum,* **Carthamus lanatus,* **Centaurea solstitialis* und *Scolymus hispanicus*, von denen die mit * bezeichneten gleich ihr weite Verbreitung durch Serbien zeigen, während mehrere ihrer Begleiter mit ihr an der dalmatinischen Felsheide teilnehmen, viele auch gleich ihr an der Bildung des Karstwaldes sich beteiligen (12, Bd. 4). Hier begegnen sie einigen Gliedern unserer Buchenbestände, die also sicher anderswo mit *A. maculatum* zusammen wachsen; ob sie aber auch mit diesem selbst gemeinsam vorkommt, ist mir zweifelhaft. In der dalmatinischen Felsenheide treten von Familiengenossen *Biarum tenuifolium* und *Arisarum vulgare* mit ihr auf, von denen die letzte auch neben ihr auf fettem, beschatteten Boden in Süd-Spanien vorkommt (12, Bd. 2, S. 271) neben *Vinca media* und *maior*, also zwei Gattungsgenossinnen der *V. minor*, eines unserer deutschen Buchenbegleiter und damit eines Standortsgenossen von *A. maculatum.* Von Begleitern des *A. maculatum* erscheinen mit *A. italicum* im kolchischen Gebiet (12, Bd. 3, S. 134) *Cephalanthera ensifolia* und *Mercurialis perennis.* Es wäre daher ein Zusammenvorkommen beider Kleinarten innerhalb des gleichen Bestandes keineswegs ausgeschlossen; aber nahe Verwandte schließen sich ja überhaupt vielfach gegenseitig aus.

Bei der Keimung, die ebenso verläuft, wie bei *A. maculatum* (Fig. 25), ist an dem als Aufsaugungswerkzeug dienenden Teil des Keimblattes, welches vier oder mehr Gefäßbündel besitzt, die Epidermis besonders kräftig ausgebildet [8]).

In der Entwickelung macht sich ein Unterschied zwischen den beiden verwandten Arten, der sicher auch durch die verschiedenen klimatischen Verhältnisse bedingt ist, insofern geltend, als bei *A. italicum* die Bildung der Knolle erst später erfolgt und die Blätter schon im Spätherbst erscheinen (Fig. 26). Indessen scheint die Blütezeit im allgemeinen keine andere zu sein; sie wird für beide Arten auf April und

---

[1]) Bull. Soc. Bot. de France, T. 24, 1877, S. 244 ff.

[2]) J. Briquet in Archives de la flore jurassienne, T. 4, 1903, S. 151—154.

[3]) H. Trimen nach Botan. Jahresber., Jahrg. 6, 1878, 2. Abt. S. 665.

[4]) R. Moyle nach Botan. Jahresber., Jahrg. 8, 1880, 2. Abt. S. 608.

[5]) Vergl. Botan. Jahresber., Jahrg. 10, 1882, 2. Abt. S. 550. — Mansel-Pleydell in Journ. of. Bot. vol. 38, 1900, S. 445 f.

[6]) Nach Botan. Jahresber., Jahrg. 11, 1883, 2. Abt. S. 333.

[7]) Das. Jahrg. 12, 1884, 2. Abt. S. 317.

[8]) Nach Botan. Jahresber., Jahrg. 11, 1883, 2. Abt. S. 345.

Mai angegeben (1) und ist auch weiter südwärts nicht wesentlich früher. So wurde *A. italicum* von Solla[1]) als Mitte April in Rom blühend angegeben, Kirchner beobachtete in Bordighera die Pflanzen Ende März und Anfang April in Blüte.

Als charakteristische Merkmale des *A. italicum* geben Ascherson und Graebner (1) an, daß die Blätter am Grunde nur kurz- und weitscheidenartige Stiele haben und der vordere Lappen der Blattspreite meist nicht viel länger ist als die spreizenden Seitenlappen. Im allgemeinen sind die Blätter von ansehnlicheren Größenverhältnissen, als bei *A. maculatum*. Besonders große Blätter sah Kirchner in den Cascinen bei Florenz: Die Länge des Blattstieles betrug an einem der kräftigsten Exemplare 43 cm, wovon die unteren 26 cm auf die Scheide kamen, die ganze Blattspreite war, an der Mittelrippe gemessen, 26 cm lang, an der Stelle, wo die beiden Seitenzipfel abgehen, 19 cm, etwa in der Mitte des Mittelteiles 16 cm breit; die Zipfel hatten eine Länge von 17 cm, an ihrer Basis eine Breite von $17^1/_2$ cm. Der Blütenstengel ist nur ungefähr halb so lang wie die Blattstiele, der nackte Fortsatz des Blütenkolbens gelb, sein oberer keulenförmig verdickter Teil etwa so lang, ja bisweilen doppelt so lang als der untere stielartige Teil. Hinsichtlich des Rhaphidengehaltes verhält sich die Art ebenso wie *A. maculatum* (27). Wie bei diesem, so kommen auch bei *A. italicum* Abänderungen durch Fleckenbildung auf den Blättern vor. So stellte Arcangeli[2]) drei durch Übergänge verbundene, von ihm bei Pisa beobachtete Formen auf, die er als α) *unicolor*, β) *griseomaculata* und γ) *albovenosa* bezeichnete. In der Umgebung von Rom bis zum Albanergebirge fand er[3]), daß von diesen Formen die fa. , stets seltener auftritt als die anderen, sogar stellenweise fehlt. Durch Untersuchungen im botanischen Garten zu Pisa stellte Arcangeli fest, daß jene Zeichnungen an sonnigen Stellen sowohl, wie im Schatten vorkommen, daß es sich also

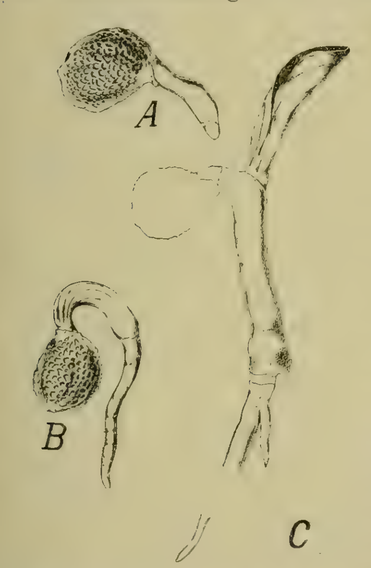


Fig. 25. *Arum italicum*, Keimung. A junger, B älterer Keimling, C weiter entwickelte Keimpflanze mit dem 1. Laubblatt; 2:1. (Orig. Kirchner.)

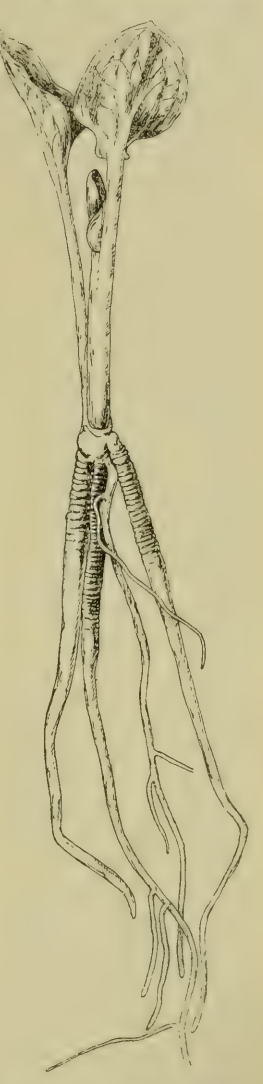


Fig. 26. *Arum italicum*. Junge Pflanze mit 3 gerunzelten Zugwurzeln; 1:1. (Orig. Kirchner.)

[1]) Nach Botan. Jahresber., Jahrg. 11, 1883, 2. Abt. S. 345.

[2]) Bullet. Soc. bot. ital. 1896, S. 321—324.

[3]) Das. 1897, S. 46—48.

nicht um bloße Schattenformen handelt, und daß nicht gewisse Abänderungen in den Blüten mit denen in der Färbung der Blätter gleichzeitig auftreten, wie es ja nach Ascherson und Graebner (1) bei *A. maculatum* der Fall ist. In der Umgebung von Rapallo (Riviera di levante) fand Kirchner die Formen β und γ häufiger als α; die Blätter eines Stockes waren immer nach demselben Typus gefärbt, die verschiedenen Formen wuchsen durchaus gesellig ohne irgend eine ersichtliche Beziehung zum Standort. Die von Sprenger als var. *modicense* bezeichnete Form aus Sizilien, die starke und große dunkelgrüne Blätter besitzt, welche weiß und goldgelb geadert und marmoriert sind, schließt sich vielleicht an die fa. γ an. Über den Blattbau vgl. S. 40.

Von weiteren Abänderungen wurde eine var. *concolor* aus Dalmatien und eine var. *herzegovinum* aus der Herzegovina von Beck[1]) angegeben. Bei Bordighera beobachtete Kirchner (am 6. April 1903) eine Pflanze mit ganz nacktem, sonst nicht abweichend ausgebildetem Kolben, ohne Spur eines Hüllblattes.

Der Blütenstand ist, wie Delpino (**32**) beschrieb und Kirchner bestätigen konnte, ausgeprägt metandrisch, wie bei *A. maculatum*, nur sind alle entsprechenden Organe größer. Über die Dimensionen machte Kirchner bei Bordighera folgende Beobachtungen: Das Hüllblatt ist 30 cm und darüber lang, außen hellgrün, innen etwas heller gefärbt; es bildet an seinem Grunde durch Übereinandergreifen der Ränder einen 40—45 mm hohen Kessel von ca. 30 mm äußerem Durchmesser, der sich oben, wo die Ränder des Hüllblattes auseinander zu treten beginnen, auf 17—20 mm verengt. Auf der Innenseite des Hüllblattes kommen nach Antony[2]) wie bei mehreren anderen *Araceen* Spaltöffnungen vor. Am Kolben sind etwa die untersten 2 cm dicht mit zahlreichen (gegen 60) gelblichweißen Fruchtknoten besetzt, die schon ehe das Hüllblatt sich völlig geöffnet hat, ihre Narben in Form eines weißen Haarbüschels entwickelt haben. Darüber folgt eine etwa 5 mm lange Zone mit verkümmerten hellgelben Fruchtknoten, die auf ihrem Scheitel statt der Narbe eine ca. 6 mm lange gelblichweiße Borste tragen. Die darüber stehende Zone der männlichen Blüten ist etwa 6 mm lang, mit dicht gedrängten gelben Antheren besetzt, welche beim Öffnen einen gelben staubigen Pollen entlassen, der in den Kesselgrund fällt. Nach einer ca. 3 mm langen nackten Partie des Kolbens folgen die in etwa 7 mm lange, am Grund verdickte, hellgelbe Borsten umgewandelten geschlechtslosen Blüten, die eine ca. 5 mm lange Strecke einnehmen. Darüber steht der stielartige Teil des Kolbenendes, der zylindrisch, gelblichweiß, 6—7 mm dick und 25—30 mm lang ist; er geht in den 55—60 mm langen, hellgelben, 11—12 mm dicken, an der Spitze abgerundeten Teil, die Leitstange, über.

Die Blüteneinrichtung ist zuerst von Delpino (**32**) genau untersucht worden, dessen anschauliche Schilderung, obwohl die Verhältnisse im wesentlichen wie bei *A. maculatum* liegen, hier wiedergegeben werden mag. Das große Hüllblatt zerfällt in zwei Regionen, eine einhüllende und eine anlockende. In der Hüllregion rollt sich das Hüllblatt zusammen und bildet, indem es seinen linken Rand so über den rechten legt, daß sie der Länge nach vollkommen aufeinander passen, eine zylindrische, am Grunde und an den Seiten hermetisch verschlossene Höhlung, den Kessel. In der Anlockungs- oder Schauregion breitet sich das Hüllblatt, indem die Zusammenrollung seiner Ränder aufhört, zu einem großen offenen Zeltdach aus, welches auch durch seine gelbliche Färbung von dem dunkeln Grün der Blätter absticht und die Bestäuber zum Besuch anlockt. Auch der Kolben bildet zwei Regionen aus, die denen des Hüllblattes entsprechen.

[1]) Nach Botan. Jahresber., Jahrg. 32, 1904, 1. Abt. S. 249.

[2]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 16, 1898, 2. Abt. S. 217.

In der unteren, dem Kessel entsprechenden erzeugt der Kolben in einer 4mal unterbrochenen Spirallinie 4 Arten von Organen: im untersten Teil viele Kreise einfacher, nackter, nur aus Fruchtknoten gebildeter Blüten; weiter aufwärts entstehen 1—3 Kreise verkümmerter Fruchtknoten, die das Aussehen von Wärzchen mit einer weichen Granne haben und deren Bedeutung sehr gering zu sein scheint; nach einer zweiten kurzen Unterbrechung bringt der Kolben zahlreiche Kreise von Staubblättern hervor, die je einer einfachen, nackten männlichen Blüte entsprechen: endlich folgen einige Kreise von verkümmerten Staubblättern, die ebenfalls aus Wärzchen mit einer weichen Granne bestehen, aber im Gegensatz zu den unten stehenden verkümmerten weiblichen Blüten von ökologischer Wichtigkeit sind. Sie entspringen genau in der Höhe der Mündung des Kessels; ihre Länge ist eine solche, daß sie, indem sie von dem Kolben in einer etwas abwärts geneigten Richtung ausgehen und radial stehen, den Rand des Kessels erreichen. Sie verschließen also seine obere Öffnung in einer solchen Weise, daß Insekten leicht in den Kessel eindringen, aber nicht wieder herauskommen können, also darin gefangen bleiben. Oberhalb der im Innern des Hüllblattes entwickelten Blüten verlängert sich der Kolben in eine Art Keule, die der Schauregion des Hüllblattes entspricht. Diese Keule ist gelb, nackt, dick und drüsig, und im ersten Blütenstadium viel wärmer als die äußere Luft. Diese Umstände zusammen locken Fliegen an, sich auf die Keule zu setzen und den Kolben entlang ins Innere des Kessels einzudringen. Im Verlauf des Blühens sind vier Stadien zu unterscheiden. 1. Aufgehen des Hüllblattes und Reife der Narben. Wenn die Scheide in der Schauregion aufgeht, schließt sie in der Hüllregion die entwickelten und fehlgeschlagenen Blüten in ihrem röhrigen Kessel ein; jetzt sind die Antheren noch weit von der Reife entfernt, die Narben dagegen (die nach Knuth schon im Knospenzustand des Blütenstandes entwickelt sind) vollkommen empfängnisfähig. Sie bestehen aus strahligen Papillen, die in der Mitte jedes Fruchtknotens angeordnet, kurz, sehr zart und wässerig durchscheinend sind und nach Knuth einen rundlichen, kaum 1 mm im Durchmesser haltenden Fleck bilden. Von dem Blütenstand aus verbreitet sich, besonders gegen Ende des Tages, ein durchdringender, stark urinöser Geruch, der die bestäubenden Insekten, meist kleine Zweiflügler, wie *Musciden* und *Tipuliden* anzieht. Diese eilen herbei, den Körper ganz mit Pollen von früher besuchten Blüten bedeckt und vermitteln Fremdbestäubung. 2. Befruchtung und Verwelken der Narben. Sogleich nach der Bestäubung erfolgt das Verwelken der Narbenpapillen; dann erscheint in der Mitte der Narben ein deutliches Nektartröpfchen, das vielleicht durch das Verschwinden der chemisch veränderten Papillen hervorgebracht wird. Dies ist wahrscheinlich die Hauptursache, welche die Insekten in den Kessel lockt. Wichtig ist, daß zu diesem Zeitpunkt erstens keine Narbe mehr vorhanden, und zweitens auch der Pollen noch nicht reif ist. Deshalb ist spontane Geitonogamie unmöglich, und *A. italicum* gehört zu den wenigen unbedingt protogynen (d. h. metandrischen) Pflanzen mit kurzlebigen Narben. 3. Reifung der Antheren. Die Kerfe bleiben noch immer gefangen, weil die nach unten gerichteten Grannen, die den Eingang gestatteten, ihnen den Ausgang noch nicht erlauben, da sie straff bleiben. Die Nektartröpfchen vertrocknen und an Stelle der Narben zeigt sich ein schwarzer Punkt als unzweifelhaftes Zeichen ihres Absterbens. Nun springen die Staubbeutel auf, der Pollen fällt aus ihnen heraus und erfüllt den ganzen Grund des Kessels; er kann aber die untenstehenden Fruchtknoten nicht bestäuben, weil ihre Narben längst abgestorben sind. Die Insekten, denen es nach dem Eintrocknen der Nektartropfen an Nahrung fehlt, treiben sich in dem Kessel umher, laufen herauf und herab, um einen Ausweg aus ihrem Gefängnis zu suchen, und beschmieren dabei ihren Körper mit Blütenstaub, den sie später in einen anderen Kessel

mitnehmen können. 4. Verwelken der Sperrvorrichtung, Befreiung der Insekten. Endlich erschlaffen die Grannen der verkümmerten männlichen Blüten, und die Zusammenrollung oder das Übergreifen des Hüllteiles vom Hüllblatt wird locker, so daß auf diese Weise den Insekten zwei Wege offen werden und sie mit Pollen beladen entweichen können, um wieder einen anderen Kessel aufzusuchen.

Nach den Angaben von Arcangeli (**102**, S. 419) öffnen sich die Blütenstände gegen 1 Uhr mittags und erreichen ihre volle Entwickelung zwischen 3 und 5 Uhr nachm. Den Duft der Kolben bezeichnet Arcangeli als ein Gemisch von Mäuse- und Zitronengeruch mit dem Geruch zersetzter Pflanzenteile. Das Hüllblatt besitzt nach ihm am Grunde auch einen Magnolien- oder Fruchtgeruch. Übrigens wechselt nach Nicotra der Duft während der Tagesstunden und zu verschiedenen Jahreszeiten. Dafür sprechen auch die Beobachtungen von Kirchner, der bei Bordighera an den Blütenständen bald einen Geruch nach Exkrementen (am 30. März 1903), bald überhaupt keinen (am 3. April 1903), bei Mentone (am 4. April 1903) einen schwachen, aber nicht unangenehmen Duft wahrnahm; er fand später, daß das nackte Ende des Kolbens, solange der Blütenstand sich in dem jugendlichen weiblichen Zustand befand und der Kessel noch gut verschlossen war, einen entschiedenen Exkrementgeruch aushauchte, der sich aber bereits zu der Zeit verliert, wenn die Narben das Nektartröpfchen ausscheiden, ehe die Antheren sich öffnen; an allen älteren Blüten ist er verschwunden. Dieser Duft wird also nur zu der Zeit produziert, in welcher der Besuch von Insekten am nützlichsten ist.

Was die Wärmeentwickelung der Blütenstände betrifft, so beobachtete Arcangeli, daß die Temperaturerhöhung schon um 9 Uhr morgens, also mehrere Stunden vor dem Aufblühen, bemerkbar ist, und ihren höchsten Grad zwischen 6 und $8^1/_2$ Uhr abends erreicht. Während dieser Zeit verliert der Kolben sehr bedeutend an Gewicht. Kraus (24, 25) fand, daß die Wärme an der als Leitstange für die kleinen Mücken dienenden Keule zuerst bemerkbar wird und nach unten fortschreitet; sie lockt daher die Insekten in den Kessel und wird auch nur während des ersten weiblichen Blütenzustandes entwickelt. Die höchste von Kraus beobachtete Temperatur war 51,3 ^{0}, was einem Wärmeüberschuß gegen die Außenluft von 35,9 ^{0} entsprach. Die während dieser energischen Atmung in den Kolben stattfindenden Stoffumsetzungen untersuchte Kraus und fand, daß die Keule in wenigen Stunden etwa 74 $^0/_0$ ihrer Trockensubstanz verliert. Besonders werden die Kohlenhydrate verbraucht, während der Stickstoffgehalt. sowie der Gehalt an Gerbsäure und an unorganischen Aschenbestandteilen unverändert bleibt. Der anatomische Bau der Keule zeigt vor dem Aufblühen einen zentralen, aus großzelligem Gewebe bestehenden Wasserzylinder, diesen umgebend einen dicken Parenchymmantel, dessen Zellen mit Stärke vollgepfropft sind, und außen eine Epidermis, deren Zellen papillenförmig nach außen hervortreten. Im allgemeinen wird wohl innerhalb 24 Stunden die Stärke in dem ganzen Kolben nach und nach von oben nach unten verbraucht; in der ersten Nacht der Wärmeentwickelung verschwindet sie aus der Keule, im Laufe des Morgens aus ihrem Stiel und am Nachmittag aus den am Grunde des Stieles befindlichen Sperrhaaren. Doch wird sie in der Keule nicht gleichmäßig, sondern bald an dieser, bald an jener Stelle aufgelöst. Besondere Veränderungen treten in den Papillen auf, deren Kegel vor der Erwärmung von einem feinkörnigen Protoplasma ohne Vakuolen und Stärkeeinschlüsse erfüllt sind. Nach der Erwärmung findet man in ihnen dagegen eine ganz gleichartige, stark lichtbrechende, etwas gelbliche, wahrscheinlich eiweißreiche Masse. Diese Papillen sind zur Zersetzung der Stärke durchaus nötig, denn an den Stellen, wo sie zerstört werden, wird die Stärke mehr oder minder tief im Inneren nicht verarbeitet.

Die Bestäuber sind kleine, von zersetzten Pflanzenstoffen sich nährende Fliegen. Delpino (**32**) beobachtete 6 verschiedene Arten, Knuth (**102**) neben zahlreichen winzigen Dipteren auch einen etwa 4 mm langen Kurzflügler (*Staphylinide*), Arcangeli (vgl. **102**) unter verschiedenen Dipteren hauptsächlich Vertreter der Gattung *Psychoda*, und *P. nervosa* Schrk. dürfte der wichtigste Bestäuber sein (**32**). Delpino bemerkte als Besucher manchmal auch zahlreiche Käfer aus der Gattung *Oxytelus*, die entweder durch den Geruch oder durch Hoffnung auf Beute angelockt worden waren.

Als Zerstörer des Schauapparates finden sich nach Arcangeli[1]) häufig Nacktschnecken ein.

Beim Verblühen schrumpfen die Sperrborsten ein, und der nackte Teil des Kolbens nebst den männlichen Blüten fällt ab, das Hüllblatt verwelkt und vertrocknet, sein unterer Teil bleibt aber als Schutz für die heranreifenden Früchte stehen; er legt sich wie ein aufgeleimter und undurchdringlicher Mantel eng an die jungen Früchte an. Diese sind, ebenso wie die Samen (Fig. 27), im reifen Zustande denen von *A. maculatum* sehr ähnlich. Ihre Giftigkeit ist jedoch tatsächlich erwiesen, sie beruht auf der Gegenwart von Saponin[2]). Trotzdem ist ihre Verbreitung durch Tiere nicht ausgeschlossen; so beobachtete Beccari[3]) bei Florenz einmal eine Eidechse, die mit einer roten Beere von *A. italicum* im Maul aus einer Hecke hervorkam und über die Landstraße lief.



Fig. 27. *Arum italicum*, Same; 2:1. (Orig. Kirchner.)

4. Gattung. **Dracunculus Adans.**

5. Dracunculus vulgaris Schott.

Der Gattung *Arum* so nahe verwandt, daß sie früher mit ihr vereint wurde, ist *Dracunculus*, die in unser Gebiet mit einer Art hineinreicht, außer dieser nur noch eine Art auf den kanarischen Inseln hat. Unsere Art (*D. vulgaris* Schott.) kommt an buschigen Orten nur im Süden unseres Gebiets vor; sie ist erwiesen für den Kanton Tessin innerhalb der Kastanienregion bei Tesserete unweit Lugano und Oria (1) sowie für das Küstenland auf einem Grasplatz unweit Triest und im Eichengebüsch des Dragogna-Tales bei Castelvenere. Der letzte dieser Standorte scheint ursprünglich zu sein; bei dem ersten ist dies nicht ausgeschlossen, aber wenig wahrscheinlich[4]). Die Pflanze ist im übrigen durch das ganze Gebiet der europäischen Mittelmeerländer verbreitet, reicht sogar nach Nordwesten bis W-Frankreich, ist da aber schwerlich urwüchsig. Umgekehrt reicht sie nach Osten bis Kleinasien (1) und kommt nach Südwesten in Makaronesien (nicht aber in Marokko) vor[5]). Sie ist vielfach durch Anbau weiter verbreitet, so vielleicht auch in Krain verwildert beobachtet, da sie als Arzneipflanze vom Landvolke verwendet wird.

Wie *Arum* erzeugt *Dracunculus* rundliche Knollen, doch entspringen die oberirdischen Sprosse seitlich. Die Beiwurzeln besitzen, wie auch bei anderen *Araceen*, in ihrem Urmeristem zwei Initialen, aus deren einer Grundmeristem, Dermatogen und Kalyptrogen hervorgehen, während die andere dem Zentral-

---

[1]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 19, 1891, 1. Abt. S. 405.

[2]) Spica und Biscaro, nach Botan. Jahresber. Jahrg. 14, 1886, 1. Abt. S. 195. — Waage, dass. Jahrg. 21, 1893, 2. Abt. S. 455.

[3]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 17, 1889, 1. Abt. S. 509.

[4]) Pospichal, Flora des österreichischen Küstenlandes, Bd. 1. S. 40.

[5]) Vgl. Botan. Jahresber. Jahrg. 6, 1878, 2. Abt. S. 903.

zylinder angehört [1]). Die Laubblätter haben eine lange, vorn zusammenschließende, „schlangenartig" gefleckte Scheide, die auf weißlichem Grunde zwischen den zahlreichen Längsnerven durch dicht stehende rote Pünktchen rötlich gefärbt und außerdem mit strichartigen oder verbreiterten schwarzbraunen oder rotbraunen Flecken besetzt ist. Diese Zeichnung setzt sich auch noch etwas auf den unteren Teil des grünen Blattstieles, besonders an dessen unterer Seite, fort. Die ziemlich große, lebhaft grüne, um den Hauptnerven hellere Spreite ist fußförmig 5—13teilig, ihr mittlerer Abschnitt ziemlich breit, eiförmig-lanzettlich, während die Seitenabschnitte schmal-lanzettliche, oft fast lineal-lanzettliche, abstehende oder vorwärts gerichtete Zipfel haben, von denen meist zwei breiter, die äußersten aber schmäler sind (1).

Wie bei *Arum*-Arten kommt Blattfleckigkeit vor, ist aber, wie Arcangeli [2]) erwiesen hat, mit einer Veränderung der Gewebe verbunden; die Chloroplasten sind verschwunden, die Palissadenelemente sind nicht vorhanden, das Schwammparenchym ist reduziert.

Der Blütenstand steht auf einem langen, die Blätter überragenden, ungefleckten Stengel und ist, wie bei *Arum*, von einem scheidenartigen Hüllblatt umgeben, das auf seiner Innenseite Spaltöffnungen trägt. Es ist 30—60 cm lang und bildet in seinem unteren Teil einen verlängerten, fast zylindrischen, röhrenförmigen Kessel, der an seiner Außenseite durch purpurne, oft zusammenfließende, senkrecht verlängerte Flecke gestreift ist; sein oberer offener Teil ist von eiförmig-länglicher Gestalt und purpurrot gefärbt, an den Rändern dunkelpurpurn. Der Kolben ist sehr dick und ungefähr so lang wie das Hüllblatt, in seinem oberen Teil von einer fahlen, schwarzblauen Farbe. Er trägt im Gegensatz zu allen *Arum*-Arten nur wenige fehlgeschlagene Blüten; sein basaler, mit weiblichen Blüten besetzter Teil hat fast die Länge des nackten Fortsatzes, der nur wenig aus der Hüllblattröhre hervorragt und aus seinem unteren stielförmigen Teil sich allmählich in die 2—3 mal längere Keule verdickt. Der mit männlichen Blüten besetzte Teil des Kolbens ist von dem weiblichen nur durch wenige verkümmerte Blüten getrennt; die Staubbeutel springen an ihrer Spitze mit rundlichen Löchern auf (**40**, 1).

Der eigentümliche aasartige Geruch geht, wie zuerst von Parlatore erkannt wurde, ausschließlich von dem Kolben aus, namentlich von seinem oberen keulenartigen Teil, besondere Drüsen zur Sekretion sind nicht vorhanden. Als weiteres Anlockungsmittel für Insekten dient auch hier die Wärmeentwicklung während der Anthese; sie erreichte nach Arcangeli [3]) zwischen 8 und 10 Uhr vorm. mit einer Temperatur von 28° innerhalb des Hüllblattes gegen 20,5—21,8° der Außenluft den höchsten Grad; ein zweites Maximum trat gegen 2½ Uhr nachmittags ein.

Im ganzen verläuft die Anthese des Kolbens ähnlich wie bei den *Arum*-Arten und zeigt ausgeprägte Metandrie. Nach der Schilderung von Arcangeli [4]) lassen sich die vier von Delpino für *Arum italicum* aufgestellten Zustände unterscheiden: 1. Öffnung des Hüllblattes, Antheren geschlossen, Narben vollkommen entwickelt und belegbar. 2. Abwelken der Narben. Antheren noch geschlossen. 3. Aufspringen der Antheren am folgenden Morgen. 4. Der bisher glatte Kolben wird runzelig und ermöglicht den mit Pollen beladenen Kerfen, ins Freie zu gelangen.

---

[1]) A. Borzì nach Botan. Jahresber. Jahrg. 16, 1888, 1. Abt. S. 727.

[2]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 25, 1897, 1. Abt. S. 111.

[3]) G. Arcangeli in Bull. Soc. Bot. Ital. 1897. S. 293.

[4]) G. Arcangeli. Osservazioni sull' impollinazione in alcune Araceae. Nuovo Giorn. Bot. Ital. Vol. 15. 1883, S. 72—97.

Welche Insekten als die eigentlichen Bestäuber anzusehen sind, darüber hat sich namentlich zwischen Delpino[1]) und Arcangeli[2]) ein Streit entsponnen. Delpino beobachtete zuerst (32) als Besucher verschiedene Aasfliegen und Käfer (*Dermestes*, *Hister*, *Silpha*, *Saprinus*, *Nitidula*, verschiedene Kurzflügler), sieht aber als Bestäuber nicht diese aasliebenden Käfer, sondern die Fliegen an, indem er auf Geruch und Färbung des Blütenstandes hinweist, der ganz die Kennzeichen der „sapromyiophilen" Blumen trage. Auch später beobachtete er Fliegen als Bestäubungsvermittler und hält die wenig flugtüchtigen Käfer nicht für fähig zu diesem Geschäft. Er fand mit Mattei, daß in den Kesseln der vereinzelt in den Wäldern wachsenden Pflanzen sich nur Fliegen vorfanden, und daß die von Fliegen besuchten Blütenstände sehr fruchtbar waren, während die fast ausschließlich von Aaskäfern besuchten Gartenpflanzen und Gartenflüchtlinge unfruchtbar blieben. Die Käfer scheinen eher den gefangenen Fliegen als dem Aasgeruch nachzugehen und sich erst nachträglich an den Besuch der Blüten gewöhnt zu haben, weil sie hier die gewünschte Beute vorfinden. Dagegen sieht Arcangeli in den aasliebenden Käfern, welche die Blütenstände besuchen (hauptsächlich aus den Gattungen *Saprinus*, *Dermestes* und *Oxytelus*) die fast ausschließlichen Bestäuber und will dies direkt beobachtet haben. Außer Käfern sah er auch Fliegen, besonders *Borboriden*, die Blüten besuchen. Fruchtansatz hatte er anfänglich nicht beobachten können, später aber erhielt er reife Früchte, welche durch die Kreuzungsvermittelung von *Saprinus* und *Dermestes* erzielt worden waren, und auch von anderen Beobachtern wurden solche im oberen Arnotal gefunden. Auch Vinassa[3]) schließt sich der Ansicht an, daß Käfer, besonders Arten von *Dermestes* und *Saprinus*, dann auch von *Carabus*, *Oxythyrea* u. a., die Bestäuber sind; Fliegen dagegen kommen nur solange der Geruch anhält, an die Blüten und vermögen den Kessel nach Belieben wieder zu verlassen, was Käfern nicht gelingt. Mattei[4]) gibt Dipteren (*Lucilia*, *Sarcophaga* u. a.) und Coleopteren, darunter *Saprinus nitidulus* als vorherrschend, an.

Die Frucht unterscheidet sich insofern von der von *Arum*, als die Fruchtträger am Grunde und an der Spitze der Fruchtfächer sitzen. Sie ist eine Beere, welche einen bis wenige Samen enthält.

5. Gattung. **Arisarum Targ.-Tozz.**

6. Arisarum vulgare Targ.-Tozz.

Wie *Dracunculus* wurde auch *Arisarum* früher mit *Arum* vereint. Diese Gattung entsendet gleichfalls nur eine Art in den äußersten Süden unseres Gebiets. Außer ihr umfaßt sie noch die italienische Art *A. proboscideum* und eine nordafrikanische. Das mitteleuropäische Gebiet berührt *A. vulgare* auf den Quarnerischen Inseln, kommt ihm nahe auch in Dalmatien und Kroatien, wo es an sonnigen und schattigen Abhängen meist zwischen Gras und anderen Kräutern in der immergrünen Region auftritt (1). So erscheint es mit *Arum italicum* und *Biarum tenuifolium* als Bestandteil der dalmatinischen Felsenheide, wie in den süddalmatinischen Macchien (12, Bd. 4). Unsere Art ist durch

[1]) 32 und Malpighia, Vol. 3, 1890, S. 385—395.

[2]) Nuovo Giorn. Bot. Ital. Vol. 11, 1879, S. 24—41. — Vol. 15, 1883, S. 72—97. — Vol. 26, 1890, S. 52—57. — Atti Acad. Lincei. Rendiconti. Vol. 7, 1891, S. 608—611. — Atti soc. Toscana sci. nat. Vol. 7, 1891, S. 332—334.

[3]) Atti soc. Toscana sci. nat. Vol. 7, 1891, S. 317 ff.

[4]) Bullet. Orto bot. Napoli. Vol. 5, 2, 1904, S. 115 ff.

fast alle Mittelmeerländer, ostwärts bis Palästina und Syrien allerwärts verbreitet und reicht nach Südwesten über Nordafrika bis zu den Kanaren und Azoren.

Nach Beck (12, Bd. 4) tritt sie in Illyrien in der Felsheide auf. Kirchner beobachtete sie als sehr häufig in Olivenwäldern um Bordighera.

Die Keimung geht nach den Beobachtungen von Kirchner ganz in gleicher Weise vor sich, wie bei *Arum italicum.*

Die Grundachse ist zylindrisch oder eiförmig. Die Laubblätter sind ungeteilt, einzeln oder zu mehreren zur Blütezeit vorhanden. Sie haben einen stielrunden, die Spreite meist um das 3—5 fache an Länge übertreffenden, bis 20 cm langen, purpurbraun punktierten oder gestrichelten Stiel. Ihre Spreite ist eiförmig-pfeilförmig oder dreieckig-pfeilförmig, der vordere Lappen kurz zugespitzt, die seitlichen Lappen sind eiförmig oder länglich-eiförmig bis dreieckig, gestutzt mit engerer oder weiterer Einbuchtung zwischen sich (1). Eine Form mit zahlreichen, zerstreuten, weißlich-grünen Flecken auf der Blattspreite, wie sie Kirchner bei Florenz beobachtete, scheint nicht häufig zu sein. In den Blättern lebt häufig eine Alge, *Phyllosiphon arisari* Kühn [1], die sich durch blasse Flecke auf den Blättern zu erkennen gibt. Dieses Zusammenleben ist aber wohl nur im weiteren Sinne als Symbiose zu bezeichnen, wie es Merker [2]) tut; denn ein Nutzen für *Arisarum* ist da kaum einzusehn; im Gegenteil ist die Alge nur ein Schmarotzer.

Kirchner fand den Stiel des Blütenstandes (Fig. 28) grünlichweiß mit braunroten Fleckchen; in kurzem Grase war er wenig über 2 cm lang, in langem bis 20 cm. Das Hüllblatt ist unten in eine fast gerade Röhre von etwa 25 mm Länge verwachsen, die etwas breit gedrückt ist, in der Breite 13 mm, in der Tiefe 9 mm mißt. Am Grunde ist sie weißlich, oben schmutzig grünlich gefärbt, mit schmutzig braunen Längsstreifen. Oben auf dem Rücken ist das Hüllblatt halbkreisförmig gebogen und bildet einen abwärts gerichteten, 15—20 mm breiten, 17 mm hohen Eingang, der purpur-schwarzbraun gefärbt und innen am Rande mit feinen wärzchenartigen Haaren besetzt ist. Aus ihm ragt etwa 15—20 mm weit das abwärts gekrümmte, meist nach der Spitze hin schwach aber deutlich verdickte rotbraun überlaufene, nackte Ende des Kolbens hervor, der weiter nach unten grünlich, endlich weiß gefärbt ist, oft violett überlaufen, 50—55 mm lang, in seinem unteren Ende auf etwa 20 mm die Geschlechtswerkzeuge trägt.

Bei der in der Umgebung von Nizza und auf der iberischen Halbinsel beobachteten fa. *Clusii* A. u. Gr. ragt der Kolbenfortsatz nur etwa 5—8 mm weit aus dem Hüllblatt hervor und trägt an der Spitze eine kurze und starke Verdickung.

Zur Anlockung der in zeitweiliger Gefangenschaft gehaltenen Insekten dienen das eigentümlich gefärbte Hüllblatt, das daraus hervorragende Kolbenende und der Duft des Blütenstandes. Er wird oft als faulig bezeichnet, doch fand ihn Kirchner schwach gewürzhaft und nicht unangenehm, ähnlich dem von *Asarum europaeum.* Im untersten Teil ist das im ganzen 30—40 mm lange Hüllblatt mit der Hinterseite des Kolbens so weit verwachsen, als dieser vorn mit weiblichen Blüten besetzt ist; oben bildet es einen den Eingang überdeckenden Helm, welcher den Eintritt des Lichtes in den Kessel hindert. Vorn am Grunde des Kolbens stehen etwa 3—10 weibliche Blüten, eine jede aus einem kurzen schwarzgrünen Fruchtknoten mit weißer haariger Narbe gebildet. Darüber sind, nicht wie bei den vorhergehenden Gattungen durch geschlechtslose verkümmerte Blüten von den weiblichen getrennt, die männlichen Blüten angeordnet. Sie bestehen

[1]) Vgl. J. B. De Toni, Sylloge Algarum. Vol. 1, 1889, S. 530.

[2]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 17, 1889, 1. Abt. S. 706.

aus einzelnen Staubblättern mit kurzen, violett überlaufenen Staubfäden und hellgelben Antheren und nehmen, in der Anzahl von etwa 40 locker gestellt, etwa einen doppelt so langen Teil des Kolbens ein, wie die weiblichen Blüten. Die fast schildförmigen Antheren öffnen sich durch einen senkrechten Spalt (**102**, Kirchner). Ausnahmsweise kommen auch verkümmerte Blüten vor, wie überhaupt mancherlei Abweichungen vom normalen Blütenbau beobachtet worden sind. Gerber[1]) fand bei Hyères 1. Kolben, welche über den Staubblättern nach oben hin immer kleiner werdende Emergenzen besaßen, die verkümmerte männliche Blüten waren; 2. solche, bei denen fünf vollkommen entwickelte weibliche Blüten über den Staubblättern standen; 3. solche, in denen die weiblichen

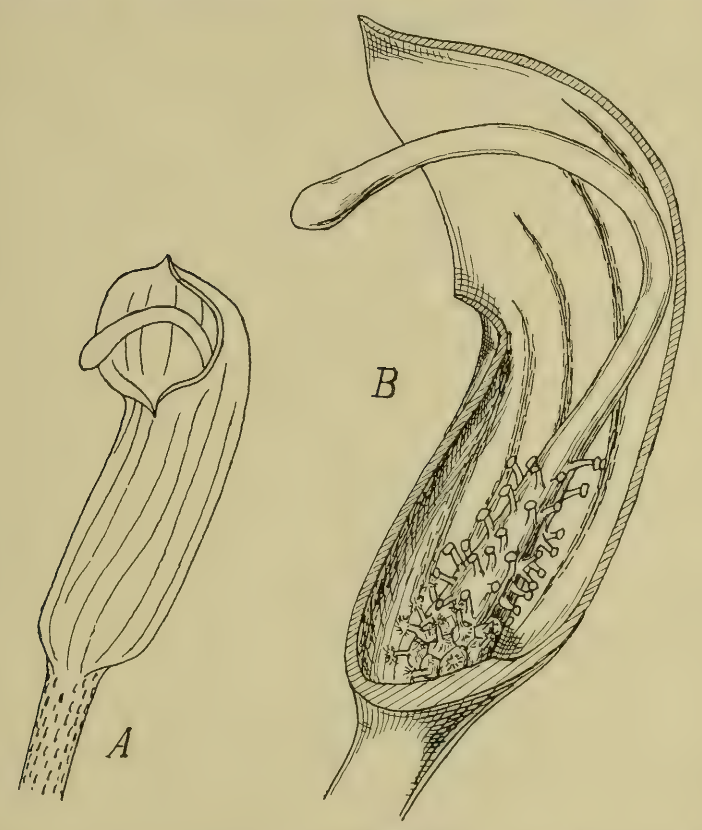


Fig. 28. *Arisarum vulgare.*
A Blütenstand von außen gesehen; 1:1. Blütenstand nach Wegnahme einer Längshälfte der Blütenscheide. sodaß der Kolben mit den Staubblättern und Pistillen sichtbar ist; 2:1. (Orig. Kirchner.)

Blüten die ganze Kolbenachse rings umfassen. Verschiedene andere Abweichungen beobachtete Pandiani[2]), z. B. Blütenstände mit mehreren Kolben.

Knuth (**102**) nennt den Blütenstand protogynisch, d. h. metandrisch, doch seien die Narben noch empfängnisfähig, wenn die Staubbeutel aufspringen; indessen hat er (auf Capri) den jüngsten Zustand der Blütenstände nicht beobachten

---

[1]) Nach Botan. Jahresber. Jahrg. 28, 1900, 2. Abt. S. 494.

[2]) Dass. Jahrg. 32, 1904, 2. Abt. S. 829.

können. Delpino (31) schildert den Blütenstand als homogam im Gegensatz zu andern Pflanzen mit Obdach-Einrichtungen, welche Protogynie aufweisen; er stellt die Unvermeidlichkeit von Selbstbestäubung fest, obgleich er den Eintritt von Fremdbestäubung in Berücksichtigung der Gesamtheit der „mikromyiophilen" Merkmale nicht für ausgeschlossen hält. Auch Kirchner fand (bei Bordighera Ende März 1903) beiderlei Geschlechtsorgane gleichzeitig entwickelt und den regelmäßigen Eintritt von spontaner Geitonogamie: der pulverige, hellgelbe Pollen fällt, da die Antheren an der nach unten gewendeten Seite aufspringen, von selbst auf die tiefer stehenden Narben und auch reichlich in den Grund des Hüllblattes. Knuth beobachtete auf Capri als Besucher winzige Fliegen und Mücken, kleine Ameisen und einen Ohrwurm. Die angelockten Insekten kriechen entweder an dem aus dem Hüllblatt hervorstehenden Kolbenende in den Kessel, oder gelangen in ihn, indem sie außen an dem Hüllblatt hinauflaufen. Meist nehmen sie einen längeren unfreiwilligen Aufenthalt im Blütenkessel, weil sie die Öffnung nicht wiederfinden können, da sie von dem Helm überwölbt und beschattet ist. Bei dem Bestreben, wieder in's Freie zu gelangen, fliegen sie immer wieder gegen die fensterartig durchscheinenden, etwa 10 hellen Längsstreifen des Hüllblattes, und meist gelingt es ihnen erst nach vielfachen Versuchen durch Zufall, wenn sie abgemattet langsam an dem Kolben in die Höhe kriechen, die Freiheit wieder zu gewinnen. Delpino (31) sah die Blütenstände manchmal, jedoch recht spärlich, von kleinen Fliegen besucht. Kirchner konnte an der Riviera und bei Florenz keinen Insektenbesuch wahrnehmen. Jedenfalls stellt sich die Blüteneinrichtung von *Arisarum* im Vergleich zu *Arum* und seinen nächsten Verwandten als eine erhebliche Vereinfachung dar, die sich durch den Mangel einer wirksamen Sperrvorrichtung, das Fehlen der Nektarabsonderung und die Unvermeidlichkeit der Selbstbestäubung kennzeichnet.



Fig. 29. *Arisarum vulgare*, Keimpflanze mit 2 sich entwickelnden Embryonen, 4:1. (Orig. Kirchner.)

Nach Eintritt der Befruchtung schrumpft das herausragende Kolbenende zusammen, der gewölbte Helm des Hüllblattes klappt sich nieder und verschließt den Zugang zum Inneren vollständig. Gleichzeitig verschwindet der Geruch der Blüten, die Färbung des Hüllblattes wird unansehnlich blaßrötlich, und schließlich fällt es mit dem oberen Ende des Kolbens ab. Der Fruchtansatz ist reichlich, denn meistens entwickeln sich alle Fruchtknoten, welche 15—20 aufrechte grundständige Samenanlagen enthalten, zu einer vollkommenen Frucht. Diese hat eine niedergedrückt-kugelige Gestalt; die Samen haben in Größe und Bau große Ähnlichkeit mit denen von *Arum*, aber eine glatte Samenschale. Bei gelegentlichen Keimversuchen beobachtete Kirchner einen Samen mit zwei sich entwickelnden Embryonen (Fig. 29).

15. Familie. Lemnaceae.

(Bearbeitet von F. Ludwig.)

Wichtigste spezielle Literatur: [1])

1. Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Leipzig 1902—1904. II. Bd. 2. Abt. S. 390—397.
2. Brongniart, A. Notes sur la structure du fruit des Lemnas. Archives de Botanique. t. 2. 1833. S. 97—104.
3. Caldwell, O. W. On the Life-History of Lemna minor. Bot. Gaz. 27. 1899. S. 37—66.
4. Delpino, F. Rivista di Botanica dell'anno 1881. Milano 1882. S. 33.
5. — — Canoni della dottrina filogenetica. Applicazione di nuovi criterii per la classificazione delle piante. Quarta memoria. Memorie della R. Accademia della Scienze di Bologna. Serie V. T. I. 1890. S. 271—272. — Sesta memoria. l. c. Ser. V. T. VI. 1896. S. 100.
6. Ehrhart, F. Wiedergefundene Blüte der Lemna gibba L. Beiträge zur Naturkunde etc. I. 1787. S. 43—51.
7. Eichler, A. W. Blütendiagramme. I. Leipzig 1875. S. 73—80.
8. Engelmann, G. Spirodela. Bull. Torr. Bot. Club. 1870. I. S. 42—43. — Anthers of Lemna l. c. Mars 1871. II. S. 10—11.
9. Engler, A. Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae. Nova Acta K. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher. Bd. 39. 1877. S. 135—224.
10. Gasparrini, G. Osservazioni morfologiche sopra taluni organi della Lemna minor. Napoli 1856.
11. Gillmann, H. Lemna polyrrhiza again discovered in flower on Detroit river. American Naturalist. 5. 1871. S. 651—653. 15. 1881. S. 896—897.
12. Griffith, W. Notulae ad plantas asiaticas. Part. 3. Calcutta 1851. S. 215.
13. Guppy, H. B. On the habits of Lemna minor, L. gibba and L. polyrrhiza. Journ. Linn. Soc. London. 30. 1894. S. 323—330.
14. Hegelmaier, F. Die Lemnaceen. Eine monographische Untersuchung. Leipzig 1868. Mit 16 lith. Tafeln.
15. — — Über die Fructificationsteile von Spirodela. Bot. Zeitung. Bd. 29. 1871. S. 621.
16. — — Lemnaceae in Martius Flora Brasiliensis. Bd. 3. 2. Abt. Fasc. 76. 1878. S. 1—24.
17. Hoffmann, J. F. Lemnaceae. Wiegmanns Archiv, 1840. S. 138 ff.
18. Hofmeister, W. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Abh. math.-phys. Cl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 5. 1861. (Lemna, S. 716 f.)
19. Kalberlah, A. Das Blühen der Wasserlinsen. Zeitschr. für Naturwissenschaft. 68. 1894. S. 136—156.
20. Kaufmann. Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über die Lemnaceen. Ref. in Bot. Ztg. Bd. 26. 1868. S. 382 f.
21. Ludwig, F. Über die Bestäubungsverhältnisse einiger Süßwasserpflanzen und ihre Anpassungen an das Wasser und gewisse wasserbewohnende Insekten. Kosmos 5. 1881. S. 7—12.
22. — — Zur Biologie der phanerogamischen Süßwasserflora: in O. Zacharias, Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Leipzig 1891. 1. Bd. S. 68—134.
23. Mattei, G. E. Verità ed errori nella teoria sulla moderna biologia. Palermo 1907. S. 35.

[1]) Vgl. die allgemeine ökologische Literatur Bd. I, Abt. 1, S. 24 ff, im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

24. Richard, A. Observations sur le genre Lemna. Archives de Botanique. t. 1. 1833. S. 210—212.
25. Rostowzew, S. J. Über das Blühen der Wasserlinse bei Moskau. Annales de l'Institut agronomique de Moscou. 1901. S. 63—70 (russisch).
26. Schleiden, M. J. Prodromus monographiae Lemnacearum. Linnaea. Bd. 13. 1839. S. 385—392.
27. Schorler, B. und Thallwitz, J. Pflanzen- und Tierwelt des Moritzburger Großteiches bei Dresden. Annales de Biologie lacustre. Bruxelles. T. 1. 1906.
28. Trelease, W. On the Structures which favor Crossfertilization in several Plants. Proceed. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. 21. 1882. S. 410—440.
9. Vallisneri, A. Prima raccolta d'osservazioni e d'esperienzi. Venezia 1710. S. 1 u. 27
30. Van Horen, F. Observations sur la physiologie des Lemnacées. Bull. Soc. roy. de Botanique de Belgique. t. 8. 1869. S. 15—88.
31. Vuyck, L. Over het bloeien van Lemna. Bot. Jaarboek 7. 1895. S. 70—73.
32. Weddell, H. A. in Annales des sc. nat. Botanique. 3. Sér. t. 12. 1850. S. 160.
33. Wilson, W. Lemna gibba. Remarks on the structure and germination. Hooker Botan. Miscellany. 1. 1830. S. 145—149.
34. Wolff, J. F. Commentatio de Lemna. Altorfii et Norimb. 1801.

Allgemeines.

Die *Lemnaceen* sind ausdauernde freischwimmende Wassergewächse, deren grüner Vegetationskörper einen thallusartigen Sproß mit Seitensprossen darstellt, die mit jenem in Verbindung bleiben oder sich bald loslösen. Die Zurückführung der außerordentlich reduzierten Sprosse auf die morphologischen Begriffe von Blatt und Axe begegnet so vielen Schwierigkeiten, daß ihre Deutung noch immer strittig ist. Nach Hegelmaier (14) ist der Sproß nur ein blattförmiger Stengel, nach der Auffassung Englers (9) ist der oberhalb der Seitensprosse stehende Sproßteil als Blatt anzusprechen, und Goebel (56) sieht die Vegetationskörper als auseinander hervorsprossende Blätter an. Die Blüten sind eingeschlechtig, aus einem Staubblatt oder einem flaschenförmigen Fruchtknoten bestehend, der 1—7 grundständige aufrechte geradläufige bis gewendete Samenanlagen enthält und eine kurze trichterförmige Narbe besitzt. Die Samen sind mit dickfleischiger äußerer und zarter innerer Samenhaut und dickem, aus dem Mikropyleteil entstehenden Deckel versehen; der gerade Keimling liegt in spärlichem Nährgewebe. Die Familie enthält die beiden Unterfamilien der *Wolffioideae* und *Lemnoideae*. Erstere sind wurzellos, mit nur einem Seitensproß, der aus einer rückwärts gerichteten Grube des Hauptsprosses entspringt; der Blütenstand, ohne Spatha, besteht aus einer männlichen und einer weiblichen Blüte. Das Staubblatt hat eine zweifächerige, mit nur einer quer über den Scheitel verlaufenden Spalte aufspringende Anthere. Das Laub enthält keine Rhaphiden und höchstens Spuren von Leitbündeln. Die Familie besteht nur aus der einen Gattung *Wolffia* Horkel mit 12 in Europa, Afrika, Asien und Amerika verbreiteten Arten in zwei Untergattungen *Euwolffia* Hegelmaier und *Wolffiella* Hegelmaier. Die einzige einheimische Art *Wolffia arrhiza* (L.) Wimm., deren schwächer gewölbte, lebhaft grüne Oberseite durch eine abgerundete Kante abgesetzt ist und zahlreiche große Spaltöffnungen trägt, blüht nur in südlicheren Ländern; in der gemäßigten Zone pflanzt sie sich nur agamisch fort.

Die Unterfamilie der *Lemnoideen* hat Sprosse mit zwei seitlichen rückwärts gerichteten Spalten, aus denen die beiden Seitensprosse oder ein Blütenstand und ein Seitensproß entspringen; Gefäßbündel sind entwickelt, Rhaphiden vorhanden. Der Blütenstand ist von einer Spatha umschlossen und besteht aus einer weiblichen und zwei monandrischen männlichen Blüten. Die vierfächerigen Staub-

beutel springen mit zwei Spalten auf. Die beiden Gattungen der *Lemnoideae* sind *Spirodela* Hegelmaier und *Lemna* Hegelmaier. Zu *Spirodela* (mit zwei Arten), deren mit mehreren Seitennerven versehene Sprosse am Grund zwei häutige Blättchen und zahlreiche büschelige Wurzeln mit je einem Gefäß tragen, gehört nur eine einheimische Art, *Spirodela polyrrhiza* (Schleid.) Hegelmaier, unsere größte Art. Die Arten der Gattung *Lemna* haben am Grund der mit 1—2 Seitennerven versehenen Sprosse keine Blättchen und an jedem Sproß nur eine gefäßlose Wurzel. Von den 7 bekannten Arten der Gattung gehören die drei einheimischen *Lemna minor*, *L. trisulca*, *L. gibba* verschiedenen Unterabteilungen an. Nach Ascherson und Graebner (1) gliedert sich die Gattung *Lemna* folgendermaßen:

A. *Hydrophace* Hall. Laub beiderseits flach. Frucht einsamig, nicht aufspringend. Staubfaden zylindrisch. Fruchtknoten mit einer hemianatropen oder fast orthotropen Samenanlage. Nährgewebe an den Seiten dreischichtig.

I. *Staurogiton* Rchb. Pflanze mit zweierlei Sprossen: blühenden, zur Blütezeit auf dem Wasser schwimmenden, Spaltöffnungen besitzenden und nicht blühenden, untergetaucht schwimmenden, länglich-lanzettlichen, spaltöffnungslosen; beiderlei Sprosse am Rande ausgeschweift gezähnt. *Lemna trisulca* L.

II. *Eulemna* Hegelmaier. Laub auf der Wasserfläche schwimmend, oberseits Spaltöffnungen führend, nicht gestielt, jederseits mit einem Seitensproß oder auf einer Seite mit einem Blütenstande, anderseits mit einem Seitensproß. *Lemna minor* L.

B. *Telmatophace* Schleid. Laub oberseits flach, unterseits kugelförmig gewölbt. 2—7 anatrope Samenanlagen. Frucht mehr- (2—7) samig. Staubfäden in der Mitte verdickt. *Lemna gibba* L.

Keimung (vgl. Fig. 41 u. 48). Von der Befruchtung an bis zur Reife braucht die völlige Entwicklung des Samens bei *Lemna minor*, *trisulca* und *gibba* etwa 4 Wochen, in wärmeren Gegenden noch weniger. Die Samen, deren erste Reife in die Mitte des Juli fällt, beginnen schon nach ganz kurzer Ruhe im Sommer zu keimen und liefern überwinternde Nachkommen. Hegelmaier (14) sah die Samen von *L. trisulca* im Juli, Richard (24) die von *L. gibba* im August keimen. Die Keimung erfolgt z. T. noch nach Zerfall der Fruchtwandung in der Mutterpflanze, zum Teil an den zu Boden gesunkenen Samen. Daß aber gerade die Samen an Orten, die im Spätsommer austrocknen, die Art von einem Jahr zum andern erhalten, folgt aus den Versuchen von Hegelmaier und Wilson (33) mit den trocken aufbewahrten Samen, die wieder ins Wasser gebracht (bei den Versuchen von Wilson im März und April des nächsten Jahres) keimten. Die Keimung geht nach Hegelmaier bei *Lemna* in der Weise vor sich, daß der der Mikropyle zugewendete Teil des Keimlings durch rasches Wachstum das Operculum mittelst eines kreisrunden Risses von dem übrigen Teil der inneren Samenhaut absprengt und in Form eines grünen Wärzchen nach außen tritt. Es erscheint nun der aus Wurzelende, Kotyledonarrand und Plumula bestehende Teil des Keimlings infolge Längsstreckung der an das Wurzelende angrenzenden hypokotylen Achse, und hierauf folgt eine durch Längs- und Dickendehnung bewirkte wulstförmige Vorwölbung der herausgetretenen Teile. Der leergelassene Teil der Samenhöhle an der Mikropyle wird durch den nachrückenden, mit dem Endosperm in Berührung bleibenden, als Saugorgan funktionierenden inneren Teil des Kotyledo ausgefüllt, der hierdurch zu einem zapfenförmigen Anhang an der Keimpflanze wird.

Das größere Gewicht des Samens mit seinen dichten Häuten gegenüber dem frühzeitig Lufthöhlen entwickelnden Gewebe des Keimlings bewirkt, daß ersterer ins Wasser hängt und dem Keimling die physiologisch nötige Lage von selbst verleiht: Rückenfläche des Keimlings nach oben, wagerechte Lage des Würzelchens. Nun durchbricht die Plumula (Fig. 41 u. 48, pl.) in breitem Riß die Kotyledonarspalte und breitet sich zu einer nach vorn abgerundeten, den Kotyledo schnell an Größe überragenden Scheibe aus; sie stellt den ersten linsenförmigen, von Velenovsky[1]) als Blatt gedeuteten Spross dar. Die Wurzel durchbricht schief nach vorn die hypokotyle Achse, die um sie eine Scheide bildet, und senkt ihre mit Wurzelhaube überzogene Spitze ins Wasser hinab. Das der Senkrechten immer mehr sich nähernde Wachstum der Wurzel ist ein weiteres Mittel, die Keimpflanze in der ihrer Lebensweise entsprechenden Lage zu sichern. Der bereits im Samen angelegte Tochtersproß öffnet die Mündung der Tasche, in der er angelegt war, weit und zwar etwa gleich häufig nach rechts wie nach links, verzweigt sich bald einem gewöhnlichen Sproß analog nach beiden Seiten und sendet nach unten seine Adventivwurzel aus. Er zeigt dabei seine geförderte Hälfte auf der Seite und entwickelt den geförderten Tochtersproß nach der Seite zu, nach der er selbst dem Ursproß, der Plumula, enstammt.

Das Aufsteigen des Keimlings zum Wasserspiegel, wenn der Same auf dem Boden gekeimt hat, erfolgt bei *Lemna minor* und *gibba* erst bei vorschreitender Entwicklung der Plumula. Denn nur diese bildet eigentliche Lufthöhlen, zugleich mit Entwicklung einer größeren Anzahl von Spaltöffnungen, deren das Gewebe des ausgetretenen Kotyledo auf der Rückenfläche bei *L. minor* 7—8, bei *L. gibba* 35—40 aufweist. Bei *L. trisulca* werden keine Spaltöffnungen gebildet.

Die zum Austritt bestimmten Keimteile ergrünen bereits innerhalb der Samenhüllen, während der eingeschlossen bleibende Teil des Kotyledo chlorophyllfrei ist und ein Saugorgan bildet, dessen innere Teile feinkörnige Stärke und die im Endosperm angehäuften stickstoffhaltigen Substanzen enthalten. Auch die an dem abgerissenem Operculum befindlichen Endospermzellen geben anfänglich dem darin steckenden, als zweites Saugorgan wirkenden Würzelchen ihre Nährstoffe ab.

Die Keimungsgeschichte von *Spirodela* fehlt noch vollständig, während sie für *Wolffia* nur mangelhaft durch Griffiths (12) bekannt ist und im wesentlichen der von *Lemna* analog sein dürfte.

Morphologischer Aufbau. Die Anpassungen der kleinen Familie der *Lemnaceen* an das Leben an der Oberfläche des Wassers und die fast vollständige Ersetzung der geschlechtlichen Fortpflanzung durch die vegetative Vermehrung haben zu einer Reduktion aller Vegetations- und Blütenorgane geführt, die nirgends sonst unter den Blütenpflanzen so weit geht, und die Erkenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen der Familie erschwert. Indessen betont Velenovsky (a. a. O.), daß sich die *Lemnaceen* wenigstens von der *Araceen*-Gattung *Pistia* verwandtschaftlich nicht trennen lassen und daraus ihre Auffassung als äußerst reduzierte Formen der *Araceen* gerechtfertigt ist. Bei der Gattung *Wolffia* ist die Reduktion so weit fortgeführt, daß der Vegetationskörper durchaus einem Thallus niederer Kryptogamen gleicht und nur noch die Geschlechtsorgane die Zugehörigkeit zu den Phanerogamen beweisen. „Wenn wir die übrigen Gattungen aus der Familie der *Lemnaceen* und wenn wir die Gattung *Pistia* nicht kennen würden,“ sagt Velenovsky, so wäre es für die Botaniker

[1]) J. Velenovsky, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, II. Teil, Prag 1907, Seite 340.

aller Zeiten ein Ding der Unmöglichkeit, zu beurteilen, daß die sonderbare *Wolffia* eigentlich in die Verwandtschaft der Gattung *Arum* gehört".

Der Darstellung Eichlers (7) folgend schildern wir erst die tatsächlichen Verhältnisse des äußeren Aufbaues, danach die verschiedenen Deutungen derselben. Bei den *Wolffioideae* (Fig. 30, 31) bringen die vollkommen blattlosen Sprosse die Tochtergenerationen successive an entgegengesetzten Seiten in Richtung des Längsdurchmessers des (median zusammengedrückten) Sprosses fächelförmig zur Entwickelung. Die Tochtersprosse entspringen aus einer umwallten, taschenförmigen Grube des Muttersprosses. Dieser Aufbau wird durch das Auftreten von 2—4 serialen oberständigen Beiknospen bei jedem Sproß etwas modifiziert. Der Blütenapparat (Fig. 33, 34) erscheint auf der Oberseite (nach Hegelmaiers Bezeichnung „Rückenseite") des Laubes, wahrscheinlich anfangs an der Oberfläche, nachher durch Umwallung in eine oben offene Grube eingesenkt, die bei unserer *Wolffia arrhiza* in der Mediane des Sprosses, bei *W. repanda* und *hyalina* seitlich von ihr, und zwar bei allen demselben Samen entspringenden Sprossen relativ immer auf derselben Seite, steht; bei *W. Welwitschii* sind zwei symmetrisch zur Mediane gelegene Blütengruben vorhanden. Der Blütenapparat besteht nur aus einem Staubblatt mit zweifächeriger Anthere, das dem Gipfel, und einem Fruchtknoten mit aufrechter zweihülliger Samenanlage, der der sproßerzeugenden Basis des Sprosses zugewendet ist.

Bei den *Lemnoideen* haben die gleichfalls zusammengedrückten (bei *Lemna* blattlosen, bei *Spirodela* mit einem unvollkommenen scheidigen Blatt versehenen) Sprosse keinen fächelförmigen Wuchs, sondern bilden ein Dichasium mit Schraubeltendenz (Fig. 38, 44, 47, 51). Die Sprosse sind durch den Längsnerv in zwei unsymmetrische Teile geschieden, deren größerer an der Basis stärker gerundet ist; von den an der Basis beidseitig in später überwallenden Taschen angelegten Tochtersprossen ist der der breiteren Seite größer („gefördert"). Beide Sprosse haben dieselbe relative Lage ihrer Breitseite, wie beim Muttersproß. Dasselbe wiederholt sich bei den folgenden Sprossen, wodurch das Bild homodromer Schraubeln entsteht, das nur durch das Auftreten je einer oberständigen Beiknospe etwas abgeändert wird. Die beiden Seitensprosse sind am Muttersproß nicht genau gegenständig sondern bei *Lemna* (und *Spirodela oligorrhiza*) etwa in der Divergenz $^1/_3$ gestellt. Bei unserer *Spirodela polyrrhiza* hat der geminderte, gleichfalls in eine Tasche des Muttersprosses eingesenkte Sproß dieselbe Lage wie bei *Lemna* etc., der geförderte erscheint dagegen über den Rand des Muttersprosses auf dessen Unterseite gerückt und wird nur oben von letzterem, unten dagegen von einem Teil des der Gattung *Spirodela* überhaupt eigenen scheidigen Blattgebildes gedeckt. Letzteres läuft von der Sproßunterseite schief nach der Oberseite von dessen Basis.

Bei blühenden Sprossen tritt an Stelle des geminderten Sprosses der Blütenapparat auf, der aus zwei Staubblättern ungleicher Länge mit vierfächerigen Antheren und einem Pistill besteht und bei *Lemna* am Grund auf der Unterseite des Sprosses von einem häutigen Blättchen gestützt wird (Fig. 49, 50). Bei *Spirodela* bildet er einen häutigen, bis auf eine Spalte den Blütenapparat einhüllenden Sack. Von den beiden Staubblättern ist das längere dem Gipfel, das kürzere der Basis des Sprosses zugewendet; oberhalb des ersteren findet sich meist noch ein vegetatives Knöspchen. Das einfächerige Pistill hat bei *Lemna* 1—6, bei *Spirodela* 2 vom Grunde aufrechte zweihüllige Samenanlagen. Nach Hegelmaier erscheint zuerst das große Staubblatt, dann das vegetative Knöspchen, der „Beisproß", dann das kurze Staubblatt, danach das Deckblatt und zuletzt das Pistill.

Die Deutung dieser Wuchsverhältnisse ist bei Hegelmaier (14) folgende. Die Tochtersprosse der vegetativen *Lemna*pflanze bilden — der Divergenz $^1/_3$ ent-

sprechend — einen dreigliedrigen Kreis, dessen unpaariger, median nach vorn fallender Teil — weil auf der Wasserseite unnötig — samt seinem Tragblatte spurlos unterdrückt ist. Um die Stellung zum Muttersproß zu erklären, nimmt Hegelmaier noch theoretisch ein adossiertes Vorblatt an, das aber ebensowenig wie sein Achselsproß entwickelt ist. Auch die Deckblätter des Primansprosses und der Sekundansprosse sind unterdrückt und nur das des Blütenapparates wird bei der Blütenbildung entwickelt. Bei *Spirodela* ist das Verhalten dasselbe, nur ist sowohl das Vorblatt des Primansprosses, wie das Deckblatt des dritten bauchständigen Quirlgliedes ausgebildet; beide Blätter sind an der Basis verwachsen. Bei *Spirodela arrhiza* werden die Verhältnisse durch Verschiebung des geförderten Tochtersprosses erklärt, das schiefe Herablaufen des ganzen Blattapparates dadurch, daß der bauchständige Teil einem höher inserierten Blatte angehört. Bei *Wolffia* ist der vegetative Sproß Achselprodukt des unterdrückten Vorblattes, die Quirlglieder werden durch Blütensprosse vertreten. Im übrigen sind sämtliche Deck- und Vorblätter abortiert.

Eichler (7) denkt sich im Gegensatz zu Hegelmaier die Wuchsverhältnisse des vegetativen Teiles der *Lemnaceen* folgendermaßen: Jeder Sproß beginnt mit einem adossierten Vorblatt, das jedoch nur bei *Spirodela* ausgebildet, sonst spurlos unterdrückt ist. *Spirodela* ist zugleich die einzige Gattung, in der das Deckblatt bei den vegetativen Sprossen zur Entwicklung gelangt; es rückt hier am Sproß etwas hinauf und verwächst an den Rändern mit dem basal bleibenden Vorblatt. Das hypothetische Vorblatt bringt bei *Wolffia* einen Achselsproß, dieser steht sohin median und der Wuchs wird fächelartig. Auf das Vorblatt folgt bei *Wolffia arrhiza* ein Blütensproß mit Anschluß von $^1/_2$, bei *Wolffia Welwitschii* folgen deren zwei, die ursprünglich mit dem Vorblatt gekreuzt zu denken, aber auf der Oberseite des Sprosses zusammengerückt sind; bei *Wolffia hyalina* und *repanda* liegt vielleicht Verschiebung eines einzigen ursprünglich medianen Sprosses, vielleicht aber auch Reduktion eines zweizähligen transversalen Quirles vor. Dagegen werden bei *Lemna* und *Spirodela* nach dem Vorblatt typisch stets zwei, ursprünglich transversale Seitensprosse entwickelt, die durch die ungleiche Ausbildung Schraubelwuchs erzeugen. Sie rücken gewöhnlich bis zu etwa $^1/_3$ Distanz auf der Oberseite des Sprosses zusammen, bei *Spirodela polyrrhiza* erscheint jedoch der eine von beiden, der geförderte, auf die Unterseite verschoben.

Velenovsky kommt (a. a. O.) auf Grund der Vergleichung mit dem morphologischen Aufbau der Gattung *Pistia* zu dem Ergebnis, daß die Sprosse (Glieder) der *Lemnaceen* wirkliche Blätter sind und der Achselknospe angehören, welche an der Basis der Blätter vollständig abortiert hat, sodaß von der bei *Pistia* ausgebildeten Rosette bloß ein einziges Blatt übrig geblieben ist. Aus der Achsel dieses Blattes (in der Tasche) bildet sich eine neue Knospe, welche wiederum verkümmert und ein einziges Blatt hervorbringt u. s. w. Daß die sog. Glieder wahre Blätter sind, geht auch daraus hervor, daß das erste unbestreitbare Blatt an der keimenden *Lemna* vollständig die Gestalt der weiteren Glieder hat und wie diese ein neues Glied hervorbringt. Zur Erklärung der auffallenden Tatsache, daß sich in der Achsel des Blattes zwei Knospen auf beiden Seiten bilden, weist Velenovsky auf die Entwicklung von zwei Seitenknospen in der Achsel des Keimblattes von *Iris* hin.

Den Blütenapparat betrachtete Hegelmaier früher (14) als Blütenstand, wie die Mehrzahl der älteren und neueren Schriftsteller, in einer späteren Arbeit (15) von 1871 jedoch als nackte zwitterige Einzelblüte. Das Blatt, das sich bei den *Lemnoideen* an dem Blütenapparat zeigt, stellt nach ihm das Deckblatt der Blüte dar, das bei *Wolffia* durch ein zweites, bei den ersteren durch ein drittes, das jenseits des Pistills fallende Staubblatt der „Symmetrie" halber ergänzt wird. Die succesive Entstehung der Teile und das sonst beispiellose Auftreten eines

vegetativen Beisprosses mitten in der Blüte spricht jedoch gegen die Deutung als Einzelblüte und zu Gunsten der Annahme einer Inflorescenz, nach der sich beides wie auch die Anordnung der Blütenteile mit den vegetativen Wuchsverhältnissen übereinstimmend erklären läßt, wie Eichler eingehend dargetan hat.

Abgesehen von der wurzellosen Gattung *Wolffia* entwickelt sich aus dem Knoten jedes Sprosses einer *Lemna* eine Adventivwurzel (Fig. 38 A, 44, 47). Bei *Spirodela polyrrhiza* entsteht eine größere Anzahl von solchen (Fig. 51), die erste aus dem Gewebe der Unterseite des Sprosses, an dem sich das Blatt ansetzt; sie durchbohrt dieses in schiefer Richtung von oben und hinten nach vorn und unten. Die nachfolgenden Wurzeln dagegen entstehen aus der subepidermalen Zellschicht und stülpen zuerst die bedeckende Epidermis hervor, ehe sie dieselbe durchbrechen. Die erste Wurzel erscheint beträchtlich später als bei *Lemna*, die folgenden treten neben der ersten nach der geförderten Seite hin auf. Sie ordnen sich reihenweise: die erste Reihe liegt zunächst zwischen dem Blatt und der Bauchfläche des Sprosses, die zweite nach vorn vor der ersten zwischen ihr und der Sproßfläche u. s. f., und stets erscheinen die Glieder dieser Reihe von unten gesehen in den Zwischenräumen zwischen den Gliedern der ersten Reihe. Die Zahl der Adventivwurzeln schwankt bis zu etwa 16 (bei *S. oligorrhiza* beträgt sie 2—5). Bei einigen Hundert Zählungen, die ich machte, zeigte das Variationspolygon den Hauptgipfel bei 8 und Nebengipfel bei 3, 5, 10, 13, also entsprechend dem auch in den Blattorganen der Blütenpflanzen geltenden Hauptgesetz der Fibonaccireihe und ihrer Nebenreihen.

Für die Aufnahme von Transpirationswasser und Nährstoffen spielen die Wurzeln gar keine Rolle, wie die Versuche von Gasparrini (10) und Hegelmaier (14) bereits nachgewiesen haben, die K. Snell[1]) in einer verbesserten Form wiederholte; vielmehr haben die Wurzeln, auch bei *Spirodela polyrrhiza*, nur die Aufgabe, den Sproß in einer horizontal schwimmenden Lage zu erhalten. Sie sind etwas schwerer als Wasser, ihre Spitze ist am schwersten.

Anatomische Verhältnisse. Bei *Wolffia* behalten die Oberhautzellen gradlinig polygonale Konturen bis auf die bogenförmigen Wandungen im Umkreis der Spaltöffnungen; bei *Lemna* besteht nur die Oberhaut der Kotyledonen aus gradlinig polygonalen Zellen, bei den Sprossen dagegen später aus tafelförmigen, die mit stark buchtigen Seitenwandungen ineinander greifen und in die Furchen zwischen den bauchigen Zellen der darunterliegenden Schicht sich erweitern. Die Epidermis der *Spirodela* ist beträchtlich kleinzelliger als die der *Lemna*arten und zeigt einen auffallenden Unterschied zwischen oben und unten; oben haben die schwach buchtig konturierten Zellen in regellosen Richtungen mehr längliche Formen, unten sind sie bisweilen fast gradlinig polygonal isodiometrisch. Bei *Lemna* und *Spirodela* ist die Rückenfläche, zum Teil auch der Rand, mit höckerigen Vorragungen versehen, am auffälligsten bei *Lemna trisulca*, am schwächsten bei *Lemna gibba*. Bei *Wolffia* finden sich papillöse Zellen an der Rückenfläche. Bei *Wolffia* enthält die Epidermis, bei *Spirodela* enthalten auch die Spaltöffnungszellen Chlorophyllkörner.

Das Durchlüftungssystem ist bei *Wolffia* (Fig. 32) am wenigsten entwickelt. Außer den großen Atemhöhlen unter den in geringer Zahl vorkommenden, aber im Vergleich zu denen von *Lemna* größeren Spaltöffnungen (die der Gattung *Wolffiella* ganz fehlen) finden sich nur kleinere Interzellularräume zwischen den

---

[1]) K. Snell. Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen. Flora, Bd. 98, 1907, S. 213–249.

rundlichen Zellen des Sprosses. Bei *Lemna* ist eine bestimmte Anzahl Schichten von Lufthöhlen in verschiedenen Teilen der Sprosse vorhanden. Im dicksten Teil der Sprosse, der Basis des zweiten Sproßgliedes, sind es drei Lagen, von denen die Bauchschicht die weitesten, die mittlere (bei den Wassersprossen der *L. trisulca* fehlende) die engsten Lufthöhlen enthält. Von diesem dicksten Teil nach den Rändern zu verschwindet zuerst die mittlere Schicht, und dann bei *Lemna minor* und *trisulca* die Rückenschicht, nur die Bauchschicht setzt sich bis zu den Randpartien fort. Ähnlich verhält sich *Spirodela polyrrhiza*. Von *L. gibba* gibt es Formen, die kaum bauchiger sind als *L. minor*, dagegen sind auch bei ihnen die Luftschichten der Bauchschicht weniger zahlreich als die der Rückenschicht und in der Flächenrichtung beträchtlich weiter, was der Unterseite dieser Art immer das charakteristische weitmaschige Ansehen verleiht. Bei den bauchigeren Formen sind die Zellen der Scheidewände der Lufthöhlen und der zwei Zellschichten, die den Sproß überziehen, derart in die Länge gestreckt, daß die Bauchseite bis zur Form eines Kugelabschnittes oder eines halben Ellipsoides anschwillt (Fig. 45). Die Rückenschicht und mittlere Schicht des Lufthöhlengewebes erweitert sich nach rückwärts im Bereich des ersten Sproßgliedes in senkrechter Richtung, so daß hier der Rückenteil mächtiger als der Bauchteil entwickelt ist und einen sanft gewölbten Buckel bildet.

Die Fibrovasalstränge, die bei *Wolffia* fast ganz fehlen, bestehen bei den *Lemnoideen* aus Ring- und Spiralgefäßen und aus dünnwandigen Prosenchymzellen (Fig. 42). Der das erste Sproßglied durchziehende Gefäßstrang verläuft durch dessen Bauchteil unterhalb der Niveaus der Taschenhöhlen nach vorn. Im Knoten findet eine Verästelung statt. Bei *Spirodela* wiederholt sich die Bildung von Ring- und Spiralgefäßen im Fibrovasalstrang und die spindelförmigen glattwandigen Prosenchymzellen sind derber als bei *Lemna*. Bei *Spirodela* ist in den Wurzeln ein axiler, von dünnwandiger Endodermis umgebener Strang vorhanden, in dessen Mitte ein Ringgefäß verläuft.

Der Bau der Wurzeln ist sehr einfach (Fig. 52). In der Rinde liegt ein Kreis von Luftgängen, der von der Endodermis und der Oberhaut durch nur eine Zellage getrennt ist. Die Epidermis geht schnell zu grunde. Innerhalb der Endodermis liegt ein Kreis von wenigen Zellen um ein zentrales Gefäßbündel, welches bald aufgelöst wird und dadurch die Entstehung eines Kanales mitten in der Wurzel herbeiführt. Bei *Wolffia* finden sich bereits im Anfang der Gewebsdehnung Stärkekörnchen in den Chlorophyllkörnern, die sich vergrößern; zur Zeit der Abgliederung des ersten Sprosses ist der Sproß völlig erfüllt davon; später wird die Stärke aus dem Gewebe des Bauchteiles und zuletzt aus dem kleinzelligen Rückengewebe fortgeführt.

Eine besondere ökologische Rolle scheint den Pigmentzellen der *Lemnaceen* zuzukommen. Bei *Wolffia* finden sich solche mit braunem Inhalt in Oberhaut und Grundgewebe, auf die wir später zurückkommen, während die *Lemnoideen* Zellen mit rötlichem oder rötlich-violettem Farbstoff enthalten. Bei *Lemna gibba* sind manche Formen auf der Rückenfläche rötlich gesprenkelt oder gleichmäßig rot; nur an den Sproßrändern geht die Färbung auf kurze Strecken auch auf die Bauchfläche und auf die Scheidewände zwischen den Lufthöhlen über. Es sind Gruppen von Zellen, deren Inhalt pfirsichrot erscheint, unterbrochen von Zellen mit Chlorophyllkörnern in farblosem Zellinhalt. Nach Hegelmaier sind es besonders in Massenvegetation auftretende Formen der *Lemna gibba* an schattenlosen sonnigen Standorten, die die Rotfärbung zeigen. Bei *Spirodela polyrrhiza* tritt in verschiedenen Teilen des Sproßgewebes frühzeitig Rotfärbung des Zellinhaltes ein unter Verschwinden der jugendlichen Chlorophyllkörner, weshalb die Zellen stärkefrei bleiben. Regelmäßig rot gefärbt ist durch zusammenhängende Gruppen solcher Zellen an der subepidermalen Schicht die

Bauchfläche der Sprosse, und zwar der Sommer- wie der Wintersprosse, dagegen finden sie sich mehr zerstreut im inneren Gewebe und in der subepidermalen Schicht der Rückenfläche. An manchen Standorten, besonders in gemischten Beständen von *Spirodela* und *Lemna*, traf ich jedoch erstere auch oben nicht selten durchweg rot gefärbt. Von *Lemna minor* gibt es eine Varietät *colorata* Hegelmaier, wo die ganze Pflanze rot überlaufen ist. An den Wurzeln der *Spirodela* sind die Zellen der äußeren Rindenschicht mit rotem Zellsaft erfüllt. Die Bedeutung der *Lemnoideen*farbstoffe, die zu den mit dem Kollektivnamen Anthocyan bezeichneten Pigmenten gehören, dürfte nach den neueren Forschungsergebnissen von Engelmann, Stahl u. a. die eines wärmeabsorbierenden (nicht eines chlorophyllschützenden) Mittels sein. Die Wasserlinsen teilen durch ihren Wohnsitz mit den arktischen und alpinen Pflanzen das Vorkommen bei niederer Temperatur und hoher Luftfeuchtigkeit, und die durch die Wärmeabsorption des roten Farbstoffes der Pflanze besonders zugeführte Energie spielt für sie die gleiche Rolle als Mittel zur Förderung der Transpiration und durch eine allgemeine Beschleunigung der im Plasma und Chlorophyllapparat sich abspielenden Prozesse der Stoffbildung und Stoffwanderung.

Schutzmittel. Die *Lemnoideae*, *Lemna* und *Spirodela* enthalten Rhaphidenzellen, deren Zahl bei *L. gibba* geringer als bei *L. minor* und *trisulca* ist, durch das ganze Gewebe der Sprosse mit Ausnahme der subepidermalen Schicht des Rückens verteilt; sie finden sich auch in der subepidermalen Schicht der Bauchfläche und den Auskleidungsschichten der Taschen meist in getrennten Zellen. Die Rhaphiden halten meist, wie die Spaltöffnungen, eine der Längserstreckung des Sprosses entsprechende, an den Seitenteilen dem Verlauf der Ränder und Seitennerven folgende Richtung ein, und die sie beherbergenden Zellen sind in diesen Richtungen 2—3 mal länger als die Nachbarzellen. Bei *Spirodela* finden sich die Rhaphiden in gleicher Weise in Sprossen und Blattorganen, daneben tritt der oxalsaure Kalk hier auch in morgensternförmigen Drusen in kleineren Zellen auf in der subepidermalen Schicht und den Zwischenrändern zwischen den Lufthöhlen, die hier wie dort der Rhaphiden entbehren. Nach Stahl (178) bilden die Rhaphiden ein wirksames Schutzmittel gegen Schneckenfraß, wie nach ihm auch die gelegentliche Symbiose von Wasserlinsen mit *Nostocaceen*, die der regelmäßigen Symbiose von *Anabaena* in den *Azolla*blättern und des *Nostoc* bei *Gunnera*, *Cycadeen*, gewissen Lebermoosen analog ist, gleichfalls als Schutzmittel gegen Schnecken und andere Tiere gedeutet wird. Die *Wolffia arrhiza* entbehrt der Rhaphiden, dagegen dürfte ein brauner Farbstoff in Oberhaut und Grundgewebe, wie die Gerbsäure bei den Hornblattgewächsen etc., vor Schneckenfraß schützen. Wie bei den rhaphidenhaltigen Landpflanzen gewisse Tiere, eine Kontreadaption zeigend, sich ausschließlich an rhaphidenhaltige Nahrung halten, so stellen sich auch bei den *Lemnoideen* gewisse Tiere trotz des Rhaphidenschutzes ein, dieselben zerfressend; so höhlt die Larve der Fliege *Hydrellia albilabris* Mg. die Wasserlinsen aus und verpuppt sich in ihnen; von Fliegen fressen *Corynoneura lemnae*, Larven von *Dixa* und *Anopheles*, von Faltern die Larven von *Nymphula potamogeta* L., *N. nymphaeata* L. und von Käfern *Tanysphyrus lemnae* Pk., *Rhyncolus cylindricus* Schh., auch *Collembolen* fressen und saugen gerne an den Linsen. Die Larven der Schmetterlingsgattung *Cataclysta* stellen sich aus zahlreichen verklebten Wasserlinsen ein Schutzgehäuse her, mit dem sie an der Oberfläche umherkriechen. An *Spirodela* wie an *Lemna minor* frißt auch eine kleine schwarze Hornmilbe *Notaspis lacustris* Michael häufig Löcher in die Rückenfläche. Der Fraß dieser Tiere hält sich jedoch in solchen Grenzen, daß nirgends die Existenz der Art gefährdet wird.

1. Gattung. **Wolffia Horkel.**

1. Wolffia arrhiza Wimm.

Diese kleinste unserer Blütenpflanzen findet sich selten in stehenden Gewässern, meist sehr gesellig, oft zwischen *Lemnoideen* und *Callitriche*, in den Niederlanden (Hilversum, Haag'sche Bosch), Belgien (z. B. bei Gent), in Deutschland bei Potsdam, Leipzig, mehrfach in Schlesien, im Bärendonk an der Niers bei Kempen (in Rheinland) massenhaft mit *Lemna minor*, *L. trisulca* und *Spirodela polyrrhiza*[1]); in

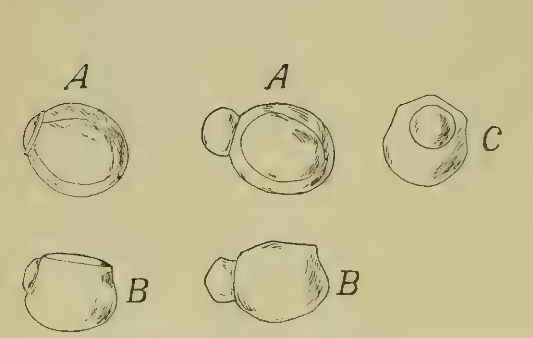


Fig. 30. *Wolffia arrhiza.* Sprosse mit jüngeren und älteren Tochtersprossen, A von oben, B von der Seite, C von vorn. Die innere Linie bei A A bezeichnet das Hervorragen aus dem Wasser; 12:1. (Orig. Kirchner.)

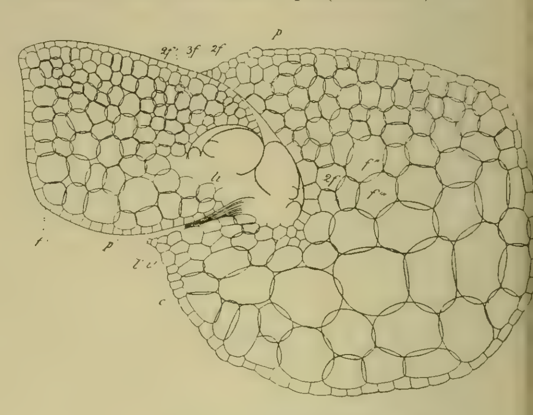


Fig. 31. *Wolffia arrhiza.* Stock einer mittelgroßen Form im vertika medianen Längsschnitt.
p Papillenzelle, f′–f‴ erster — dritter Beisproß, 2f Enke sproß, 2f′ dessen Beisproß, 3f Urenkelsproß, li unterer Ra der basalen Tasche von f′, l′i′ derselbe Rand am Mutte sproß; 58:1. (Nach Hegelmaier.)

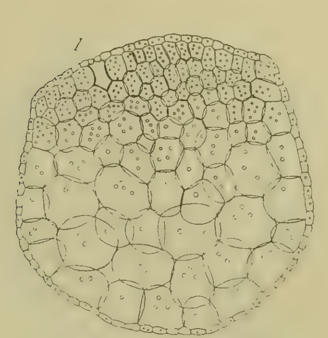


Fig. 32. *Wolffia arrhiza.* Erwachsener Sproß im Durchschnitt, l Atemhöhle; 58:1. (Nach Hegelmaier.)

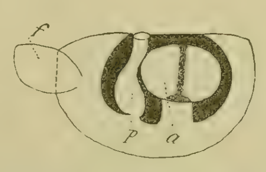


Fig. 33. *Wolffia arrhiza.* Blühende Pflanze im vertikalen Längsschnitt.
f Tochtersproß, p Pistill, a Anthere; 39:1. (Nach Hegelmaier.)

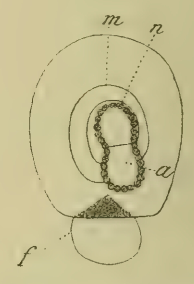


Fig. 34. *Wolffia arrhiza.* Blühende Pflanze von oben nach dem Hervortreten und der Entleerung der Anthere a; m Umfang der Blütengrube, n Rand des Einganges in dieselbe, f Tochtersproß; 39:1. (Nach Hegelmaier.)

---

[1]) Die Mitteilung dieses isolierten Vorkommens der *Wolffia* verdanke ich Herrn Kgl. Seminarlehrer J. Niessen in Kempen, der auch die oben angegebene chemische Untersuchung des Wassers und der *Wolffia* durch Herrn Chemiker Kern an der landw.-chem. Versuchsstation zu Kempen veranlaßte.

Polen, ferner in Südengland, Frankreich, auf der Iberischen Halbinsel, in Italien, Afrika, S.-Asien, auf Java, den Philippinen und in Australien. Auf eine gewisse Abhängigkeit des Gedeihens der *Wolffia arrhiza* von der Zusammensetzung des Wassers deutet einerseits die praktische Erfahrung, daß man in Kulturgefäßen die Pflanze nur bei Zugabe von Nährsalzen zu einer andauernd freudigen Entwicklung bringt, andererseits das Ergebnis der chemischen Untersuchung des Wassers und der *Wolffia* von dem eben genannten Standort bei Kempen. Das Wasser des „Bärendonk" enthielt in 1 l: Kalk **0,896** g, Magnesia 0,0115 g, Eisenoxyd und Tonerde 0,0188 g, Kali 0,0173 g, Natron 0,0340 g, Kieselsäure 0,0300 g, Chlor 0,0140 g, Schwefelsäure 0,0041 g; Ammoniak, salpetrige Säure und Salpetersäure fehlen. *Wolffia arrhiza* enthielt in der absoluten (sandfreien) Trockensubstanz 15,71 % Asche; diese setzte sich zusammen aus: **28,88** % Kalk, 4,85 % Magnesia, 7,44 % Eisenoxyd + Tonerde, 7,06 % Kali, 8,02 % Natron, **17,41** % Kieselsäure, 2,62 % Schwefelsäure, 1,31 % Phosphorsäure, 10,88 % Kohlensäure, 11,35 % Chlor.

Die sehr kleinen, nur 1—1,5 mm langen, unterseits stark bauchig gewölbten Sprosse (Fig. 30—32) sind oben lebhaft grün. Die durch eine abgerundete Kante abgesetzte Oberfläche besitzt zahlreiche große Spaltöffnungen. Die horizontale Schwimmlage wird durch die ellipsoidische Gestalt mit starker Wölbung der Bauchfläche, den bedeutenden

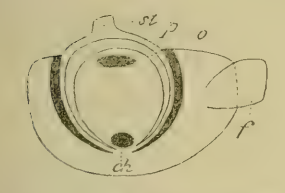


Fig. 35. *Wolffia arrhiza.* Pflanze mit noch nicht ganz reifer Frucht im vertikalen Längsschnitt.
f Tochtersproß, p Perikarp, st Griffelrest, ch Chalaza, o Samendeckel; 39:1 (Nach Hegelmaier.)

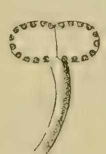


Fig. 36. *Wolffia arrhiza.* Geöffnetes Staubblatt mit halb zurückgeschlagenen Antherenklappen; 39:1. (Nach Hegelmaier.)

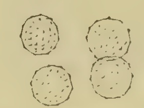


Fig. 37. *Wolffia arrhiza.* Pollenkörner; 300:1. (Nach Hegelmaier.)

Dichtigkeitsunterschied der Ober- und Unterseite und durch die nicht benetzbare Oberfläche (die Sprosse lassen ähnlich einem auf Wasser schwimmenden Kork ringsherum eine Vertiefung des Wasserhäutchens erkennen) gesichert, so daß Wurzeln zur Erhaltung des stabilen Gleichgewichtes überflüssig sind und fehlen.

In der nördlichen gemäßigten Zone wurde ein Blühen noch nicht beobachtet. In wärmeren Ländern blüht die Art. Die Lage des Blütenapparates (Fig. 33—37) in einer rückenständigen glatten Grube und die geringe Pollenentwicklung (nur ein Staubgefäß mit zweifächeriger Anthere) deuten auf eine gesicherte Bestäubung durch Tiere, die auf dem Sproßteppich herumkriechen.

Bei der Samenverbreitung wie auch bei der Verbreitung der vegetativen Sprosse kommen zunächst Wasservögel, Wasserratten u. s. w. in Betracht, doch scheint auch gelegentlich eine Verbreitung durch Luftströmungen vorzukommen. So beobachtete Garjeanne in Hilversum die Pflanze im April 1903 massenhaft in einer Hausrinne (1), und weiter wurden die Sprosse auch im Schmelzwasser aus großen Hagelkörnern angetroffen. Die Samen besitzen eine fast glatte Oberfläche.

Die Überwinterung der *Wolffia arrhiza* geschieht im gemäßigten Europa durch Wintersprosse, die im Herbst zu Boden sinken und zu Anfang des kommenden April bis Juni wieder emporsteigen. Das beträchtliche

spezifische Gewicht dieser Sprosse, das ihr Niedersinken bedingt, kommt durch die reichliche Entwicklung zusammengesetzter Stärkekörner zu stande, welche um ein vielfaches größer und zahlreicher sind als in den erwachsenen Sommerpflanzen. Andere Abweichungen zeigen die Wintersprosse auch bei anatomischer Untersuchung nicht. Schon vor dem Untersinken beginnt die Anlage ihres ersten Tochtersprosses, der aber nur eben mit einem bogenförmigen Stück der Oberfläche aus der Tasche hervorsieht. Die Taschenränder legen sich derart fest um ihn, daß die ganze Pflanze, deren Spaltöffnungen zudem geschlossen werden, völlig hermetisch abgeschlossen erscheint. Auch im erwärmten Zimmer bildet sich ein Teil der Sprosse zu Wintersprossen aus, die zu Boden sinken, sie zeigen etwas dunklere Farbe als die hellgrünen Sommersprosse.

2. Gattung. **Lemna L., Wasserlinse.**

2. L. trisulca L., 3. L. minor L., 4. L. gibba L.

Die *Lemna*-Arten finden sich an der Oberfläche oder untergetaucht in stehenden Gewässern, kleineren Teichen, oft rein oder in gemischten Beständen, namentlich häufig mit *Spirodela*, *Riccia* etc., meist das Wasser gleichmäßig überziehend. Die verbreitetste und in Europa die gemeinste Art ist *L. minor* (Fig. 38), während *L. gibba* (Fig. 44) am seltensten, zwar im ganzen Gebiet zerstreut, aber nur stellenweise, wie im Mittelmeergebiet, häufiger vorkommt, wo die sonst häufigere *L. trisulca* sich spärlicher findet. Alle drei Arten sind über alle Erdteile verbreitet.

Vermöge ihres geringen spezifischen Gewichtes schwimmen die flacheren Sprosse an der Oberfläche, jedoch so, daß die gesamte Unterseite dem Wasser aufliegt und vom Wasser benetzt ist; Rand und Oberfläche sind bei ruhigem Wasserspiegel nicht benetzt, so daß auch der Rand über der Wasserfläche liegt und das Wasserhäutchen nicht am Rand emporsteigt. Die Kohäsion der Wasserteilchen ist etwas grösser als die Adhäsion der Sproßwand in Bezug zum Wasser, doch ist der Unterschied beider Molekularkräfte geringer als bei *Wolffia*, wie auch das spezifische Gewicht weniger von dem des Wassers abweicht. Untergetauchte *Lemna*-Sprosse steigen langsamer zur Oberfläche empor und es dauert dann geraume Zeit, bis das Wasser wieder von der Rückenfläche

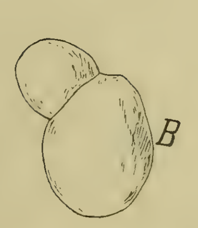


Fig. 38. *Lemna minor*. Sproß mit einem Tochtersproß, A von der Seite, B von oben gesehen; 8:1. (Orig. Kirchner.)

Fig. 39. *Lemna minor*. Längsschnitt durch einen reifen Samen. h Hypokotyl, c Kotyledon, pl Knöspchen, r dessen Nebenwurzel, en Endosperm, te äußere, ti innere Samenhaut, ch Chalaza, o Samendeckel; 39:1. (Nach Hegelmaier.)

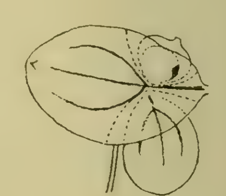


Fig. 40. *Lemna minor*. Sproß mit Tochtersproß und Frucht; 10:1. (Nach Hegelmaier.)

abgeflossen ist, während die *Wolffia*-Sprosse sofort wieder über den Wasserspiegel emporkommen. Diese durch die Oberflächenbeschaffenheit der *Lemna*-Sprosse bedingten physikalischen Adhäsionsverhältnisse spielen bei dem Verhalten der *Lemna*-Arten und *Spirodela* eine wichtige Rolle und sind bisher zu wenig gewürdigt worden.

Bei *Lemna minor* und *L. gibba* zeigen alle Sprosse das geschilderte Verhalten, bei *L. trisulca* dagegen nur die (selteneren) Blütensprosse, während die nicht blühenden Sprosse untergetaucht leben — es gibt hier Luft- und Wassersprosse. Die kreuzförmig verbundenen, spatelförmigen bis länglich lanzettlichen

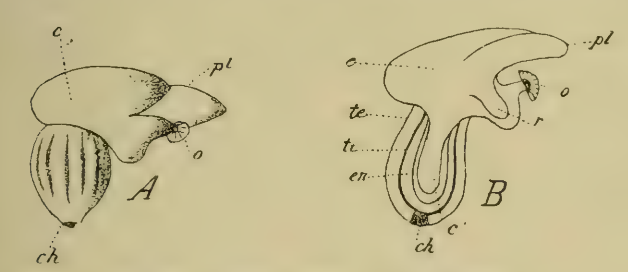


Fig. 41. *Lemna minor*. Keimpflanzen.
A von der Seite, B im Längsschnitt; te äußere, ti innere Samenhaut, en Endosperm, c Kotyledon, c' dessen im Samen zurückbleibender Teil, pl Knöspchen, ch Chalaza, o Samendeckel; 20 : 1. (Nach Hegelmaier.)

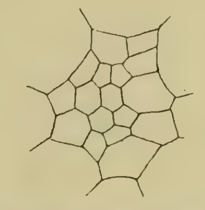


Fig. 42. *Lemna minor*. Querschnitt des Mittelnerven eines Sprosses; 490 : 1. (Nach Hegelmaier.)

Wassersprosse der *L. trisulca* (Fig. 47), die der Spaltöffnungen entbehren, sind benetzbar und bleiben trotz ihres spezifischen Gewichtes unter 1 — wenn man sie untertaucht, steigen sie gleichfalls zur Oberfläche — unter der Oberfläche liegen und zwar, wie es scheint, bis zu vielen Zentimeter Tiefe, wie Körper vom spezifischen Gewicht des Wassers. Bei näherer Untersuchung findet man aber, daß die zu ganzen Ketten verbundenen Sproßverbände, deren Teile in den verschiedensten Ebenen liegen, ineinander verhakt soweit zur Oberfläche steigen, bis wenigstens drei ihrer Punkte das Oberflächenhäutchen des Wassers von unten berühren. Sie wölben dieses aber nur an diesen Stellen unmerklich empor, ohne es, wie die nicht benetzbaren Luftsprosse das tun, zu durchbrechen, während die übrigen Teile der Verbände tiefer unter der Oberfläche verharren und hier zu schweben scheinen. Sie verhalten sich in dieser Beziehung ähnlich wie aus dünnen Holzlamellen, etwa den dünnen Bodenflächen schwedischer Streichholzschachteln, hergestellte durchbrochene Raumfiguren. Nur ist bei letzteren die Benetzbarkeit und das spezifische Gewicht noch geringer, so daß einzelne Teile, zwar von einer Wasserschicht überzogen, weit über die Horizontalfläche emporragen können. Daß der Gewichtsunterschied der submersen *Trisulca*-Sprosse gegen Wasser geringer ist als der der Luftsprosse (die gelegentlich auch Übergänge in Wassersprosse zeigen), rührt daher, daß in ihnen die Lufthöhlenentwicklung nach rückwärts vom Knoten und im ganzen Gewebe der Taschen, mit einer scharfen Grenzlinie abschneidend, unterbleibt; während des interkalaren Flächen- und Dickenwachstums des ersten Sproßgliedes vermehren sich die Zellen des Gewebes nicht bloß in bestimmten Richtungen, sondern allseitig, wie auch die Wurzeln in starkem Mißverhältnis zur Größe der sie tragenden Sprosse bleiben und, wenn entwickelt, meist von kurzer Dauer sind.

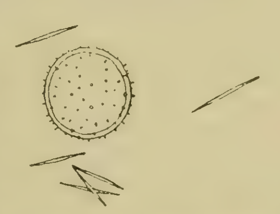


Fig. 43. *Lemna minor*. Pollenkorn und einige Rhaphiden aus seiner Umgebung; 575 : 1. (Orig. Kirchner.)

Auch bei den Luftsprossen der *L. trisulca* ist der Gegensatz der subepidermalen Schicht oben und unten, der bei den anderen Arten ausgeprägt ist, nicht vorhanden und die Spaltöffnungen finden sich bei ihnen in viel geringerer Zahl, als bei diesen. Ihre Zahl steigt aber auf 30—50 am Sproß, und in beträchtlichster Menge sind sie auf der Decke der den Tochtersproß bergenden Tasche der geförderten Seite, in geringerer Anzahl auf der der anderen Tasche und dem Mittelstück zwischen beiden vorhanden. Auch auf dem vorderen Teil des Sprosses, der durch negativ heliotropische Krümmung der Längsachse unter Wasser kommt, finden sich noch einige Spaltöffnungen. Sie zeigen bei *L. trisulca* auf demselben Sproß eine sehr wechselnde Größe und haben in den Schließzellen häufig noch Chlorophyllkörner. Bei *L. trisulca* ist noch bemerkenswert der



Fig. 44. *Lemna gibba.* Sproßverband mit Blüte u. Frucht z, über welcher ein Beisproß f hervortritt; 10:1. (Nach Hegelmaier.)

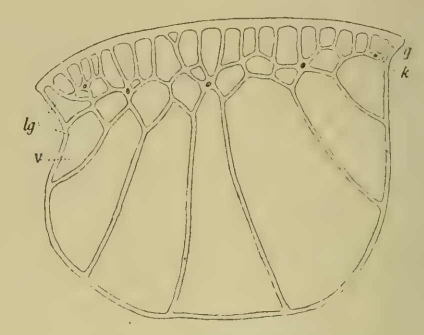


Fig. 45. *Lemna gibba.* Querschnitt durch einen Sproß. g Chlorophyllgewebe, k Gefäßbündel, lg Luftkammern, v Wände zwischen den Luftkammern; 15:1. (Nach Raunkiaer.)



Fig. 46. *Lemna gibba.* Aufgeschnittene reife Frucht mit zwei Samen. o Samendeckel, ch Chalaza; 20:1. Nach Hegelmaier.)

außerordentlich lange Sproßstiel, dessen Beschaffenheit nicht nur die Loslösung der Tochtersprosse erschwert und die, wie wir sahen, für die submerse Lage wichtige Erhaltung umfangreicher Sproßverbände zur Folge hat, sondern auch durch seine Krümmungen die Sprosse in die verschiedenste Lage bringt. Bei aufschlagendem heftigen Regen und Hagel, wodurch andere *Lemna*-Arten aus einem flachen Gefäß in Menge herausgeworfen werden, ist *L. trisulca* gleichfalls durch die die Sprosse weitläufig verbindenden langen Stiele in besonderem Vorteil.

Für die Erhaltung des Gleichgewichtes spielen bei den Luftsprossen der *Lemna*-Arten die Adventivwurzeln, deren hier je eine aus einem Sproßknoten entspringt, eine wichtige Rolle.

Die beiden Arten *Lemna trisulca* und *L. minor* ändern nur wenig ab in Form, Farbe und Größe der Sprosse. Die Größe, die wesentlich von dem Gehalt der Gewässer an organischen Stoffen (tierischen Flüssigkeiten, Humussäuren usw.) abhängig ist, sinkt aber bei *L. minor* bis auf fast 1 mm herab, in welcher Form diese Art öfter mit *Wolffia arrhiza* verwechselt wurde, bei *L. trisulca* in der var. *pygmaea* Henn. bis auf 2—3 mm Länge und 1—1,5 mm Breite. Bei *L. trisulca* var. *linearis* A. u. Gr. (aus England und Sizilien bekannt), sind die Sprosse linealisch, nicht viel über 1 mm breit, und lang gestielt. Bei *L. minor* var. *oxymitra* Hegelm. ist die Wurzelhaube spitz, während sie bei der gewöhnlichen Form stumpf, fast abgerundet ist. *L. gibba* ist sehr veränderlich in Bezug auf die Größe der Sprosse, Wölbung der Unterseite und Form der Wurzelhaube, bleibt aber immer kenntlich an der durch die deutlich durchscheinenden Lufthöhlen weißlichen Unterseite.

Bezüglich der Bestäubungsverhältnisse der *Lemna*-Arten gehen die spärlichen Beobachtungen der verschiedenen Forscher wesentlich auseinander. Engler (9) sagt: „Die Narben sind zur Zeit der Antherenreife empfängnisfähig; zudem ist die Lage zu den Antheren eine solche, daß Bestäubung innerhalb desselben Blütenstandes angenommen werden muß, wie dies ja auch bei den meisten *Araceen* der Fall ist.“ Trelease (21) sprach die Vermutung aus, daß die *Lemna*-Rasen durch den Wind oder andere Ursachen der Oberflächenströmung zusammengedrängt würden und dabei sich wechselseitig befruchteten; im Zimmer sah er bei *L. minor* das erste Staubgefäß aufspringen, nachdem die Narbe empfängnisfähig geworden, und eben so lange nachher das zweite Staubgefäß des Blütenstandes. Nach Hegelmaiers entwicklungsgeschichtlicher Darstellung (10, S. 103—105) wird zuerst das vordere, der Spitze des Muttersprosses zugekehrte Staubblatt angelegt, später erfolgt die Anlage und Ausbildung der zweiten rückwärts von ihm und zuletzt erst die Anlage und Entwicklung des Pistills. Nach seinen weitern Ausführungen tritt aber das Pistill in seiner definitiven Länge bei *L. minor* unmittelbar vor dem Hervortreten und der Dehiszenz des älteren Staubblattes hervor, bei *L. gibba* danach. In beiden Fällen bleibt es empfängnisfähig, bis auch das jüngere Staubblatt zur Dehiszenz gelangt. Selbstbefruchtung innerhalb der Infloreszenz kann nach ihm unter günstigen Witterungsverhältnissen kaum ausbleiben. „Fast regelmäßig trifft man auf der Narbe Pollenkörner, die den örtlichen Verhältnissen nach fast notwendig von der einen oder anderen Anthere auf sie fallen müssen, während eine Übertragung von fremden Pflanzen, soviel sich irgend absehen läßt, höchst unwahrscheinlich und durch keines der sonst wohl wirksamen Beihilfsmittel begünstigt erscheint, gleichwohl aber die Samenentwicklung eine sehr reichliche zu sein pflegt.“ Ich selbst habe bei *L. minor* um Greiz, wo ich die Pflanze vom Mai bis in den Juli hinein in einem meiner Wohnung benachbarten Teich blühen sah, in diesem wie auch im Zimmer typisch die folgenden Verhältnisse angetroffen. Der einhäusige Blütenstand bestand hier entweder aus einem höher stehenden Stempel und zwei tiefer stehenden, wie jener nach oben gerichteten Staubblättern mit nicht allzu langem Filament und gelben Antheren, oder Stempel und Staubblätter fanden sich von einer unregelmäßig zerreissenden Hülle umschlossen an verschiedenen Sprossen des Sproßverbandes. Die beiden Staubblätter entwickelten sich und dehiszierten nach einander, immer aber längere Zeit, bevor das Pistill hervorbrach. Protandrie und Stellung schlossen Selbstbestäubung aus. Ebenso war es undenkbar, daß der Wind bei der Kürze der starren Sexualorgane und der geringen Pollenmenge, die in den beiden Antheren erzeugt wird, unmittelbar über dem

dicht durch *Lemna*-Rasen bedeckten Wasserspiegel bei der Übertragung des Pollens eine Rolle spielt. Weiter haften die stacheligen Pollenkörner, die von Rhaphidennadeln untermischt sind, im Gegensatz zu den leicht auseinanderfallenden glatten Pollenkörnern der ähnliche Blühverhältnisse zeigenden *Callitriche*-Arten ziemlich fest aneinander, so daß auch ein Herabfallen auf die Wasserfläche und Verbreitung auf dieser ausgeschlossen schien. Von den bekannten zoidiogamen Pflanzen weicht *Lemna* ab durch den gänzlichen Mangel eines gefärbten Perigons oder anderer auffälliger Anlockungsmittel der Blüten. Trotzdem glaubte ich behaupten zu können, und glaube es auch jetzt, daß *Lemna minor* ausgeprägt zoidiogam ist und zwar angepaßt den an der Oberfläche des Wassers sich umhertreibenden Wassertieren. Die Pollenkörner sind stachelig, mit zahlreichen Protuberanzen besetzt, wie bei den ausgeprägtesten Entomogamen: sie haben einen Durchmesser von etwa 26 μ, ihre Stacheln eine Länge von etwa 1 μ, so daß sie einerseits leicht dem Körper der über die Staubgefäße streichenden Tiere, andererseits der etwas konkaven Narbenscheibe am Ende des Griffels anhaften, während sie durch den Wind wohl kaum von der geöffneten Anthere losgerissen werden könnten. Eine Fortbewegung des Pollens durch die Luft, wie sie Rostowzew angibt (18), sah ich nie. Die auf den *Lemna*-Rasen oder zwischen ihnen umherkreisenden und -kriechenden Tiere müssen anderseits sowohl mit den Staubgefäßen als den Narben in Berührung kommen, ohne daß sie besonders dazu angelockt werden; deshalb hat es die Pflanze nicht nötig, besondere Lockmittel zu gebrauchen; ohne allen Aufwand und ohne eine andere Gegenleistung als etwa die Gewährung eines festen Untergrundes erreicht sie dasselbe, was die „Blumen“ durch Entwicklung von Farbenpracht, von Honigsaft und Wohlgeruch, die zuweilen vielfach auch unberufene Gäste anlocken, erzielen. Federico Delpino (3, 17) bestätigte meine Beobachtungen und Deutung der Blütenentwicklung, vermutete aber, daß Schnecken bei der Befruchtung in Betracht kämen. In einer späteren Notiz (4, S. 100) hält er jedoch auch Anemogamie für nicht ausgeschlossen. Ich bemerke ausdrücklich, daß meine Beobachtungen an dem Material eines Teiches gemacht wurden, der die günstigsten Verhältnisse für das Vorkommen und die vegetative Vermehrung der Wasserlinsen darbot und in dem *Lemna minor*, allein wachsend, eine dichte Decke der Oberfläche bildete, daß hier das Blühen unausgesetzt und allgemein vom Mai bis Juli dauerte. Daß diese dichte *Lemna*-Decke, die Delpino biologisch dem Blütenstand einer *Aracee* vergleicht, das normale Verhältnis beim Blühen darstellt, bestätigt auch Hegelmaier, nach welchem die drei europäischen Arten besonders an solchen Orten blühen und fruchten, welche überhaupt ihrem Gedeihen förderlich sind, an denen sie daher massenhaft und gesellig wachsen; „es ist dies namentlich bei *L. gibba* sehr auffallend, bei welcher man da, wo sie in großen Mengen unvermischt vorkommt, nicht leicht Blüten vermissen wird.“ (was ich bestätigen kann). „Von den zwei anderen mag allerdings *L. trisulca* etwas seltener als *L. minor* blühen, doch gehören die Blüten jener zu nichts weniger als zu den Seltenheiten; sie entwickelt sich, soweit meine seitherigen Beobachtungen reichen, am ehesten an warmen, schattenlosen Standorten der Pflanze und zwar, wenn einmal die Umstände günstig sind, gleich in großer Anzahl: dagegen habe ich *L. minor* im Schatten reichlich blühen und fruktifizieren gesehen. Die Erscheinung des geselligen Blühens gilt von den anderen Arten in ähnlicher Weise“ (die außereuropäischen Arten blühen überhaupt verhältnismäßig häufiger, so *L. paucicostata*, *L. perpusilla*, *L. valdiviana*, *L. angolensis*).

Zwischen den Wasserlinsen sah ich zur Blütezeit wiederholt viele Hunderte großer und kleiner Wasserinsekten sich umhertummeln, hauptsächlich *Hydrometriden*, *Naucoriden*, *Corisiden*, Wasserkäfer, besonders *Gyriniden*. Da jedoch auch kleinere

Tiere in Betracht kommen, entnahm ich neuerdings aus zahlreichen Teichen mit mehr oder weniger dichtem *Lemna*-Teppich die Linsen, um sie zu Hause in größeren Wasserbecken unter der Lupe genauerer Prüfung zu unterziehen. In besonderer Häufigkeit traf ich da auf und zwischen den *Lemna*-Sprossen auf dem Oberflächenhäutchen des Wassers herumlaufend eine Hornmilbe, *Notaspis lacustris* Michael, sehr verbreitet. Dieses Tierchen, das bisher bei uns wohl meist übersehen wurde[1]) und zwischen den Borsten der Beine u. s. w. zahlreiche Fremdkörperchen mit herumträgt, muß unfehlbar die stacheligen Pollenkörner verschleppen von Sproß zu Sproß. Vor kurzem konnte ich dies durch direkte Beobachtung bestätigen. Im Zimmeraquarium überwinterte ich mit *Lemna minor* (und, in Form untersinkender Wintersprosse, auch *Spirodela* und *Wolffia*) Hunderte von Exemplaren der *Notaspis lacustris*; *Lemna* begann am 16. Juni 1908 ganz in der früher geschilderten Weise zu blühen, zu einer Zeit, wo ich sie auch in Sorge bei Greiz im Freien blühend antraf. Zuerst fand ich an diesem Tage Exemplare mit einem aufgesprungenen Staubbeutel, abends 6 Uhr auch solche mit 2 Staubblättern, aber noch ohne Griffel. Die auf dem Wasser und den Linsen behend umherlaufenden Milben streiften vor meinen mit der Lupe bewaffneten Augen den Blütenstaub ab, der bald nach verschiedenen Seiten verschleppt wurde. In zweiter Linie dürften winzige Käferchen, die sich besonders häufig auf und zwischen den Linsen finden (am häufigsten eine Art mit braun marmorierten Flügeldecken), bei der Pollenübertragung beteiligt sein, wie auch die häufig auf den Linsen verkehrenden Springschwänze *Podura aquatica* L., *Sminthurus aquaticus* Bout., *Isotoma lacustris* Müller. Gelegentlich können auch Vertreter der anderen Tierabteilungen, die ich mehr oder minder zahlreich zwischen und unter den Wasserlinsen fand, als Überträger des Pollens tätig sein: Insektenlarven (Larven von Käfern, Gradflüglern, *Dipteren*, Schmetterlingen, *Nymphula* oder *Hydrocampa*, *Cataclysta*, *Paraponus*, *Acentropus* etc.), Kruster (*Copepoden*, *Ostracoden*, *Phyllopoden*, *Isopoden*, *Amphipoden*), von Würmern (deren manche ihre Eier an die Unterseite der *Lemna* befestigen) die Strudelwürmer, die in einer Fülle von Arten[2]) einen ansehnlichen Bestand der Süßwasserfauna an der Uferzone bilden, ferner *Oligochaeten*, *Hirundineen* (so fand ich zwischen *Lemna* in Menge *Glossiphonia sexoculata*), Rädertierchen, von Moostierchen die an den *Lemna*-Sprossen herumkriechende *Cristatella mucedo*, Wasserspinnen und Schnecken. Ziemlich häufig begegnet man kleineren Gehäuseschnecken (*Planorbis*, *Limnaea*, *Bythinella*), die sich vorwiegend an die absterbenden *Lemna*-Sprosse machen. Aber auch die von lebenden Linsen sich nährenden Insekten kommen wohl zum Teil in Betracht, deren es, nach den vielerlei Fraßfiguren zu urteilen, eine größere Anzahl geben muß. Ich möchte nach alledem auch jetzt noch die *Lemna*-Arten — denn *L. gibba* und *L. trisulca* verhalten sich im wesentlichen wie *L. minor* — für zoidiogam halten. Das Vorkommen von Rhaphiden, auch in den Antheren, scheint mir die Delpino'sche Ansicht zu stützen, daß die *Lemnaceen* sich ursprünglich der Bestäubung durch Schnecken angepaßt hatten. Meist dürfte aber an deren Stelle meiner Ansicht nach später ein gemischter Besucherkreis getreten sein. Auch Kaberlah (13) und L. Vuyk (23) schließen sich der Ansicht an, daß *Lemna* zoidiogam ist, und letzterer gibt an, daß die Narbe in der trichterförmigen Erweiterung eine zuckerhaltige Flüssigkeit absondert; beide fanden aber wie Hegelmaier die Sprosse protogynisch, Vuyk protogynisch-diöcisch.

[1]) Vgl. Michael in Journ. Micros. Soc. Ser. 2, vol. 2, p. 12; ferner: British Oribatidae, 2 1888. p. 399. pl. 33. fig. 1—9. — F. Ludwig in Stettiner Entomol. Zeitung. 1908. S. 199.

[2]) Zacharias fand z. B. in dem kleinen Koppenteich des Riesengebirges allein deren 19 zur Blütezeit von *Lemna*.

Rostowzew (25) fand die Blüten von *L. minor, L. trisulca* und *Spirodela polyrrhiza* protogynisch, indem sich das erste Staubblatt entwickelte, wenn die Narbe zu welken begann, aber noch klebrig war; das Pistill blühte zwei Tage lang, die Staubblätter, welche sich nacheinander entwickelten, 7—9 Tage. Daß ein und dieselbe Art in verschiedenen Gegenden und an verschiedenen Standorten hinsichtlich der Dichogamie (Protandrie, Protogynie) oder Homogamie verschiedenes Verhalten zeigen kann, ist auch sonst mehrfach konstatiert worden und gilt, wie wir sehen werden, auch für *Spirodela*. Warnstorf (209) fand an im Zimmer beobachteten Exemplaren *Lemna trisulca, L. minor* und *L. gibba* ausgeprägt protogynisch; die trichterförmige Narbe hebt, indem sie sich nach oben biegt, ein Tröpfchen Wasser mit empor. Da mitunter die Narbe noch frisch war, wenn das erste Staubblatt seinen Pollen entläßt, so kann nach ihm in diesem Falle leicht Autogamie eintreten. Er ist der Ansicht, daß bei dem engen Beisammen-

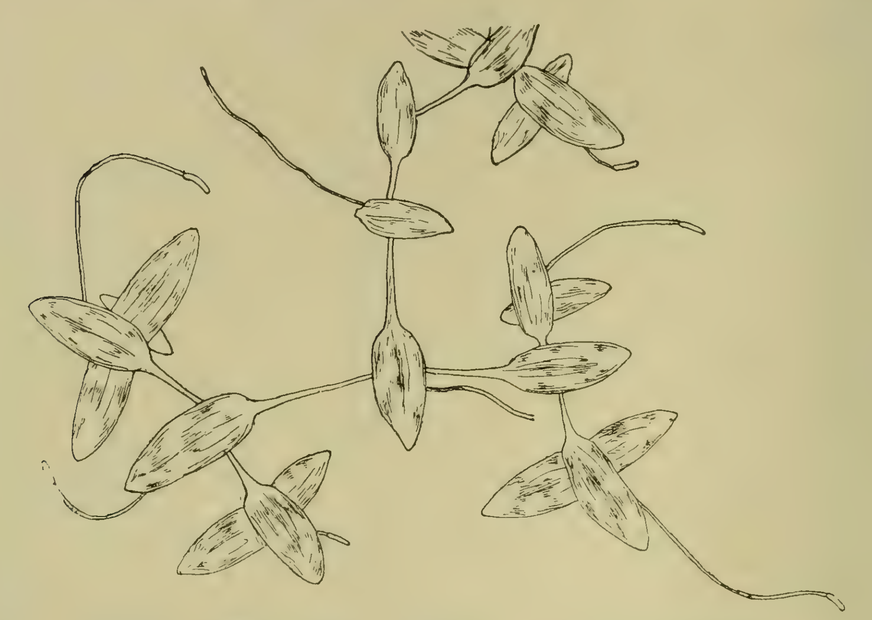


Fig. 47. *Lemna trisulca*. Habitusbild; 2:1. (Orig. Kirchner.)

leben der *Lemnaceen* leicht Pollen von Blüten im zweiten männlichen Stadium auf solche im ersten weiblichen Stadium durch gegenseitige Berührung verschiedener Individuen gelangen kann, also normalerweise Fremdbestäubung erfolgt, und daß auch der Wind etwa im Wasser schwimmende Pollen in die trichterförmige Narbe spülen oder entfernte Individuen in verschiedenen Blütenstadien so nähern kann. daß gegenseitige Bestäubung eintritt, daß schließlich auch kleine Wasserspinnen, Wasserkäfer und Schnecken (*Planorbis*) den Pollen auf die Narbe übertragen können.

Während nach Hoffmann (17) ein Sproß auf beiden Seiten Blüten entwickeln kann, fand Hegelmaier, daß ein Sproß, der zur Blüte gelangt, stets nur auf einer und zwar der jüngeren Seite die Blüten hervorbringt, während die geförderte den Tochtersproß erzeugt (Fig. 40). Bei *L. trisulca* hat bereits Hoffmann gezeigt, daß die schwimmenden Blütensprosse (Luftsprosse), die sich sonst ähnlich wie die von *L. minor* und *L. gibba* verhalten, kürzer und schmäler sind, weniger innig zusammenhängen und sich in der Weise krümmen, daß ihre Spitze ins Wasser

taucht und nur die mit einer Anzahl Spaltöffnungen versehenen hinteren zwei Drittel der Rückenfläche in Kontakt mit der Atmosphäre stehen. Der sekundäre Laubsproß bleibt ungestielt.

Von den drei *Lemna*-Arten blüht am frühesten *L. trisulca* im April-Mai, dann *L. minor* Mai-Juni-(Juli), zuletzt Juni-Juli *L. gibba*.

Frucht- und Samenbildung, Aussäung. Bei der Fruchtentwicklung, welche im Wasser vor sich geht, verändert sich das Pistill nur wenig; der oberste Teil des Griffels verschrumpft und sitzt dem Perikarp auf, dessen Zellen sich in Richtung der Flächen erheblich gestreckt haben. Der Zellsaft der inneren

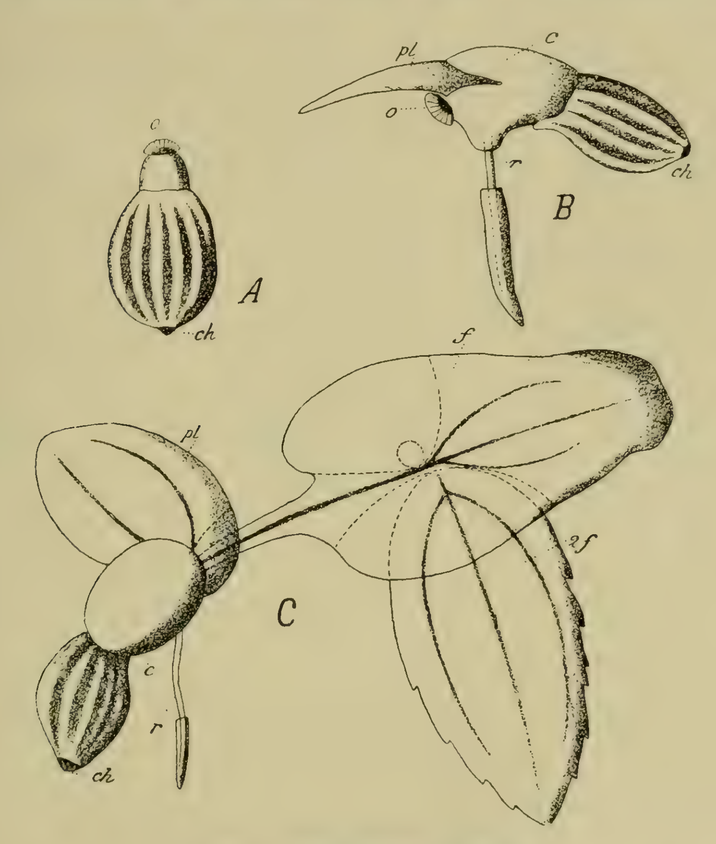


Fig. 48. *Lemna trisulca.* Keimung.

A Keimender Same, den Samendeckel eben absprengend. B Keimpflanze, von der Seite gesehen. C Weiter entwickelte Keimpflanze mit homodromer Sprossung, vom Rücken gesehen. ch Chalaza, o Samendeckel, c Kotyledon, pl Knöspchen, f dessen Tochtersproß, 2 f Tochtersproß von f, r Wurzel; 20 : 1. (Nach Hegelmaier.)

Schicht enthält in zahlreichen Zellen und Zellgruppen bei *Lemna minor* und *L. gibba* rotes Pigment, daher bei beiden Arten halbreife und reife Früchte in frischem Zustand schön rot gesprenkelt erscheinen. Die zarte Schlauchfrucht nimmt sowohl bei der mehrsamigen (1—6 samigen) *L. gibba*, als bei der nur einen horizontalen Samen enthaltenden *L. minor* und *L. trisulca* symmetrische Gestalt eines quer stehenden Ellipsoids an. Das Freiwerden der Samen erfolgt nur infolge Zersetzung der zarten Fruchthülle. Tritt diese am frühesten in einem der Basis benachbarten Quergürtel ein, so fällt der obere Teil kappenförmig ab, wie das in der Regel bei *L. gibba* der Fall ist. Bei unseren *Lemna*-Arten ist

der Same tief 12—15 rippig mit vielschichtiger, weicher, farbloser Außenhaut und dünnerer, gelbbrauner Innenhaut.

Da die Samenreife noch an den schwimmenden Sprossen erfolgt, ist auch eine Verbreitung der mit Vorsprüngen versehenen Samen von Gewässer zu Gewässer durch Wasservögel, Wasserratten, Wasserkäfer, Wasserwanzen etc. ebenso wie die der vegetativen Sprosse sehr leicht möglich. Unterbleibt sie, so sinken die Samen zu Boden, um in der oben geschilderten Weise nach Überwinterung zu keimen. Die Verbreitung durch Samen hat vor der vegetativen den Vorteil, daß die Art auch in periodisch austrocknenden Gewässern erhalten bleibt, da die Samen die Keimfähigkeit lange behalten. Nach Rostowzew (25) ertragen sie allerdings völlige Austrocknung nicht, sind dagegen für Kälte unempfindlich; zu ihrer Keimung ist nach demselben Beobachter die Einwirkung von Licht notwendig.

Die energischste Sproßerzeugung der *Lemna*-Arten fällt in die erste Zeit nach dem Wiedererwachen der Vegetationstätigkeit; man sieht dann in kürzester Zeit aus den spärlichen überwinterten Sprossen einen dichten grünen

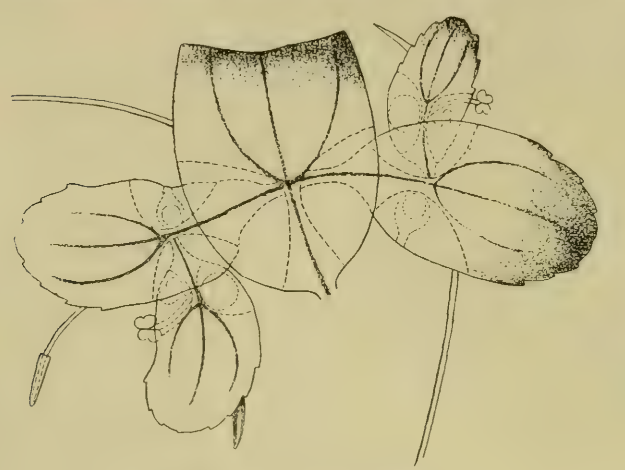


Fig. 49. *Lemna trisulca.*
Verband blühender Sprosse; 10:1. (Nach Hegelmaier.)

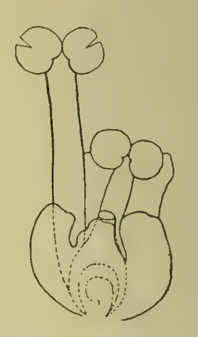


Fig. 50. *Lemna trisulca.* Blütensproß, dessen Organe sich gestreckt und das Vorblatt zerschlitzt haben; 25 : 1. (Nach Hegelmaier.)

Teppich heranwachsen. Die äußerst rapide Vermehrung der Sprosse illustriert eine Beobachtung Hegelmaiers an *Lemna gibba*: eine Wasserfläche von etwa 1/2 Morgen, welche am 10. Juni 1867 nur einen *Lemna*-Saum von wenigen Fuß Breite zeigte, war am 29. Juni fast in ihrer ganzen Ausdehnung dicht damit bedeckt. Und nach L. Hahn pflegt sich die zum Teil aus Massen verschiedener *Lemna*- und *Wolffia*-Arten bestehende Vegetation der Kanäle im Umkreis der Stadt Mexiko nach deren Ausräumung innerhalb weniger Tage vollständig zu erneuern.

Die Überwinterung der *Lemna*-Arten findet auch durch vegetative Sprosse statt, die aber hier im Gegensatz zu *Wolffia* und *Spirodela* bei *L. minor* und *L. trisulca* durchaus Form und Struktur der Sommersprosse haben, bei *L. gibba* aber nach Van Horen (30) durch Unterbleiben der Lufthöhlenerweiterung ausschließlich flache Form besitzen. Sie lösen sich jedoch im Herbst beim Stillstand der Vegetation im jugendlichen Zustand und bei geringerer Größe als sonst von den zu Grunde gehenden Muttersprossen los und vegetieren in Form vereinzelter kleiner Individuen an ihren Standorten, mit sehr kurzen Wurzeln bei *L. minor*, so daß leicht Verwechslung mit *Wolffia arrhiza* möglich

ist. Dabei schwimmen sie auf oder — *L. trisulca* — unter der Oberfläche, so lange die Teiche nicht gefrieren. Ihr spezifisches Gewicht dürfte um diese Zeit dem des Wassers von wenigen Graden über Null gleich sein, also größer als das des gefrierenden Wassers, so daß sie in letzterem submers werden und beim Gefrieren nicht in die Eisdecke hineinkommen. Mit dem Erwachen der Vegetation beginnen sie sich normal weiter zu entwickeln. Die überraschende Geschwindigkeit, mit der dies im Frühjahr geschieht nach der starken Lichtung der Bestände im Herbst, gab früher zu der irrigen Ansicht Veranlassung, daß die Wasserlinsen vor einbrechendem Winter zu Boden sänken. Vgl. z. B. auch Caldwell (2).

Biocoenose. *Lemna minor*, *L. gibba* und *L. trisulca* gehören ebenso wie die folgende *Spirodela* sowohl der Uferformation wie der Genossenschaft des freien Wassers, ausschließlich der ersteren in Seen und Flüssen, letzteres in Weihern an, und zwar die gekreuzte Wasserlinse *L. trisulca* dem Plankton, die übrigen Arten dem Pleuston. Ihr morphologischer Aufbau und ihr gedrungener Wuchs zusammen mit den Vorrichtungen zur Erhaltung des Gleichgewichtes entsprechen den mannigfachen Störungen, die die Oberfläche der Gewässer durch aufschlagende Regentropfen und Hagelkörner nicht nur, sondern namentlich durch die Makrofauna (Vögel, Fische, Amphibien, an den Ufern besonders auch die in die Teiche hineinhüpfenden Frösche) erfahren. Dadurch werden sie aber nur zur Seite gedrängt, um rasch ihre dem dorsiventralen Aufbau entsprechende Normallage wieder zu finden. Bei *L. trisulca* tritt durch die langgestielten Sproßketten eine gegenseitige Verankerung und eine solche mit anderen Wasserpflanzen ein, die bei den anderen Arten nur im geselligen Vorkommen mit *Riccia*, *Utricularia*, *Ceratophyllum* etc. teilweise durch die langen Wurzeln ersetzt wird. Die leichte Verschiebbarkeit der Sprosse von *L. minor* und *gibba* hindert deren Vorkommen in Wasserbecken mit starker Wellenbewegung, an brandendem Ufer und im freien, bewegten Wasser, wie in größeren Gräben, in Teichen mit starkem Zu- und Abfluß, und ist der Grund, daß diese Arten hier nur zwischen anderen Formationen fest wurzelnder, über Wasser ragender Gewächse im Phragmitetum, Typhetum, Scirpetum etc. Bestände bilden können, zumal ausgeworfene Linsen zu Grunde gehen, da ihnen das amphibische Leben anderer Wasserpflanzen abgeht. Im Zusammenleben mit der Tierwelt — in der sie einer großen Anzahl von Repräsentanten der Makro- und Mikrofauna, von ersterer besonders den Wasservögeln (Enten) und Fischen, von letzterer Insekten und deren Larven, Milben, Würmern etc. zur Nahrung dienen — spielen die *Lemna*-Arten wie *Spirodela* zunächst eine wichtige Rolle, indem sie vielen der Kleintiere wie auch Algen etc. zum Aufenthaltsort, Unterschlupf dienen oder ihnen eine feste Stütze darbieten (wie z. B. den *Hydra*-Arten). Wenn man den Linsenteppich der Teiche — wie ich es mehrere Wochen lang mit zahlreichen Teichen tat — abhebt und daheim wieder ins Wasser bringt, so findet sich dazwischen unter Lupe und Mikroskop eine Mannigfaltigkeit tierischen Lebens, wie sie kaum größer ist im Plankton. Die wichtigste Rolle spielen aber die Wasserlinsen bei der Sanierung der Gewässer, in denen sie vorkommen. Zwar fällt ihnen bei der biologischen „Selbstreinigung" der Flüsse kaum eine bemerkenswerte Bedeutung zu, um so größer ist aber ihre Mitwirkung bei der Reinigung von Abwässern, die in Teiche u. ä. fließen, und bei der Reinerhaltung der letzteren. Sie gehören zu den höheren Gewächsen, die einen verhältnismäßig hohen Grad von Verunreinigung vertragen, ohne zu Grunde zu gehen, und bilden selbst in unreinen Dorfteichen (da, wo *Helodea* fehlt) die einzige Phanerogamenvegetation — einen dichten, grünen Teppich, der diese Teiche noch zur Fischzucht benützbar macht. Ich konnte auch in kleinen Wassergläsern mit *Lemna*-Teppich Planktontiere überwintern, ohne daß das Wasser jemals stinkend wurde, und selbst Wasser, das ich geschickt erhielt und das unterwegs stinkend geworden war, wurde durch eine

Lemna-Decke binnen kurzer Zeit wieder geruchlos und für Kleintiere bewohnbar.

3. Gattung. **Spirodela Schleid.**

5. S. polyrrhiza Schleid.

Diese größte unserer Wasserlinsen ist in Mitteleuropa allgemein verbreitet, wenn auch seltener als *Lemna minor*; sie findet sich außerdem in Madeira, Afrika, Asien, Amerika und Australien. Wie die *Lemna*-Arten, und häufig mit ihnen gemischt, tritt sie gern in Teichen, Seen, Gräben, aber auch in der Uferzone der Flüsse auf. Meist hat sie bis 7,5 mm lange und 7 mm breite (bei der var. *magna* Buch. bis über 1 cm lange und bei var. *parva* A. u. Gr. nur 2 mm lange) rundliche oder verkehrt-eiförmige, dickliche, beiderseits flache Sprosse. Die obere Fläche ist gesättigt grün, seltener rot, glänzend, die untere rot oder blaßgrün. Meist finden sich 5—11 Seitennerven, die ebenso wie der Mittelnerv Tracheïden enthalten, und die Sprosse sind, der beträchtlicheren Größe entsprechend, hierdurch wie durch den sonstigen anatomischen Bau gegen mechanische Schädigungen durch Regen, Hagel, seitlichen Druck u. ä. hinreichend geschützt. Bei der Erhaltung des Gleichgewichtes an der Oberfläche des Wassers spielt das durch die Lufthöhlen erzielte geringe spezifische Gewicht, die völlige Unbenetzbarkeit der Oberseite der vegetativen Sprosse, die sich nur bis in den Herbst erhalten, und die Verteilung der in der Mehrzahl auftretenden roten oder grünen, verhältnismäßig kurzen Adventivwurzeln eine wichtige Rolle. Unter Wasser gebrachte Sprosse steigen rasch empor und nehmen, auf die Seite gelegt, rasch die normale Lage wieder an.

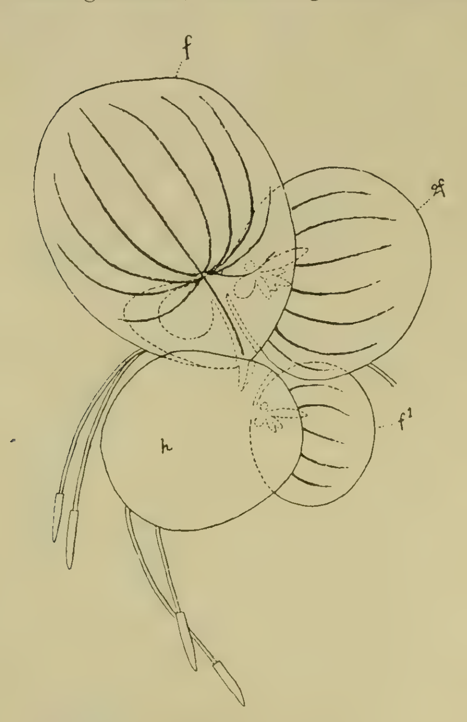


Fig. 51. *Spirodela polyrrhiza.* Wintersproß h, auf beiden Seiten Sommersprosse aussendend f und f′, deren älterer schon einen fast erwachsenen Tochtersproß 2 f und einen jungen im Innern der Tasche trägt; 8 : 1. (Nach Hegelmaier.)

Blütenverhältnisse. *Spirodela polyrrhiza* blüht in Mitteleuropa weit seltener als die *Lemna*-Arten. Linné hat aber die Blüten öfters gesehen, auch Grauer, Nees von Esenbeck, Schleiden, Griffith, Engelmann, Gillmann beobachteten sie. Wie bei *Lemna* tritt der Blütensproß in der Tasche der weniger geförderten Seite auf, neben ihm kommt in der Regel ein Beisproß zur Entwicklung, und nicht selten blühen auch dieser und die folgenden Sprosse. Wie bei *Lemna* beginnt der Blütensproß mit einem zarthäutigen Blattgebilde, einer Spatha (der der *Araceen* analog), die bei *Wolffia* fehlt. Die Antheren sind wie bei *Lemna* vierfächerig, springen aber nach der Darstellung von Griffith (12) nicht wie die von *Lemna* durch Querspalten, sondern durch Längsspalten auf. Bezüglich der Dichogamie stehen sich hier wie bei *Lemna* entgegengesetzte Beobachtungen gegenüber. Hegelmaier (14), der aber diese Pflanze nicht blühen

sah (ebensowenig wie ich), bezeichnet sie als protandrisch, während Engelmann (8) sie protogynisch fand. Gillmann (11) beobachtete, daß die Staubblätter sich etwa 4 Uhr nachmittags entfalten, nachts dann zurückbewegen und sich am Morgen zwischen 7 und 9 Uhr wieder öffnen. Wie der *Lemna*-Teppich, so ist auch der von *Spirodela* der Tummelplatz zahlreicher Wassertiere, die recht wohl die Pollenübertragung bewirken können.

Die Frucht ist (wie die von *L. minor* und *L. trisulca*) nach Griffith einsamig, obwohl im Fruchtknoten zwei umgewendete Samenanlagen vorhanden sind. Über die Samen und deren weiteres Schicksal liegen keine Beobachtungen vor. Bei der Verbreitung der vegetativen Sprosse von Gewässer zu Gewässer,

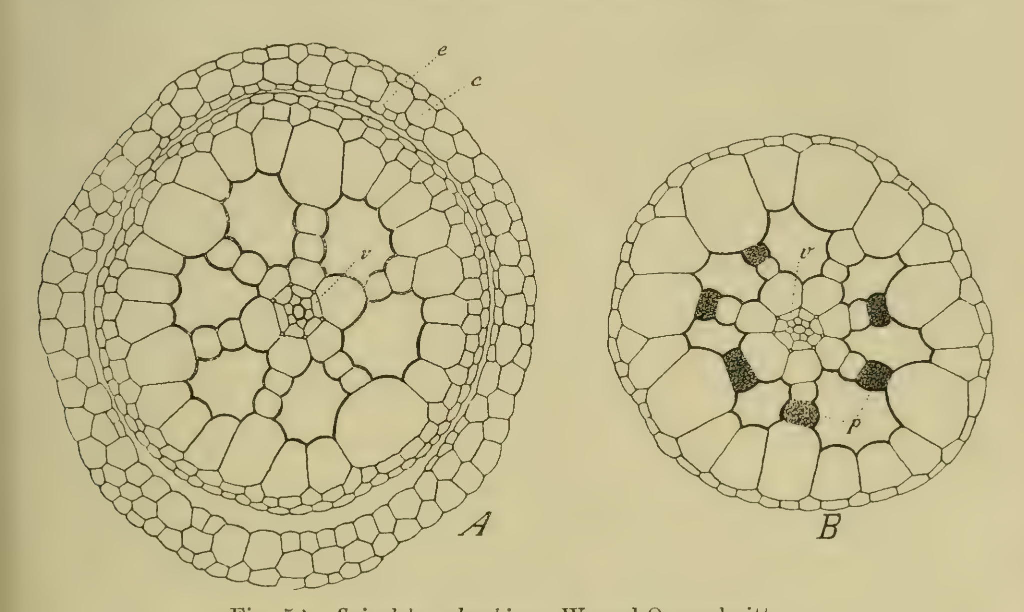


Fig. 52. *Spirodela polyrrhiza.* Wurzel-Querschnitte.
A durch den unteren, in der Wurzelhaube c steckenden Wurzelteil; B durch den älteren oberen Teil, nachdem die Epidermis abgeworfen ist; e Epidermis, v innerste Rindenschicht, p Pigmentzellen; 300:1. (Nach Hegelmaier.)

die wie die der *Lemna*-Arten durch Wasservögel und andere größere Wassertiere geschehen dürfte, dienen die in Mehrzahl vorhandenen Adventivwurzeln mit zum Festhalten an deren Körper.

Überwinterung. Während die *Lemna*-Arten hohe Kältegrade vertragen können und an der Oberfläche der Teiche in den letzten kleineren Sprossen überwintern, zeigt *Spirodela polyrrhiza* mit *Wolffia arrhiza* gleiches Verhalten hinsichtlich der Ausbildung besonderer Wintersprosse, wie sie ja auch durch die große Seltenheit des Blühens in Mitteleuropa an *Wolffia* erinnert. Beide deuten auf eine südliche Urheimat hin. Die Wintersprosse der *Spirodela polyrrhiza* unterscheiden sich von den gewöhnlichen Sprossen durch geringere Größe und fast nierenförmige Gestalt. Ihre quere Form wird dadurch bedingt, daß das erste Sproßglied, also hauptsächlich die Wandungen der beiden Sproßtaschen mit den darin eingeschlossenen Tochtersprossen in ungedehntem Zustand, gleichsam im Knospenzustand, verharren, während das zweite Glied eine mäßige Entwicklung erfährt und einen Behälter für Nahrungsstoffe abgibt; auch die Zahl der Fibrovasalstränge bleibt beschränkt auf nur 3—4 jederseits. Die Wintersprosse entbehren weiter der Lufthöhlen, sie bestehen aus lockerem Parenchym, dessen Chlorophyllkörner ungewöhnlich

(bis 22,5 μ) große Stärkekörner enthalten. Die in Stärkebildung aufgegangenen Chlorophyllkörner erfüllen die Zellen strotzend zu wenigen in einer Zelle, was das opake Aussehen und ihr hohes Gewicht bedingt. Vom Muttersproß losgelöst, sinken sie im Wasser bald zu Boden. Der Sproßstiel erreicht noch bei ihnen eine ansehnliche Länge (bis 2 mm) und schließlich entwickeln sie nur 2 bis 3 Wurzeln, die aber nicht über die ersten Anfänge hinauskommen, und erst bei der späteren Weiterentwicklung etwas in die Länge wachsen. Diese Wintersprosse überwintern auf dem Boden mit geschlossenen Spaltöffnungen. Im Frühjahr steigen sie empor, nachdem sie wieder lufthöhlenhaltige Sprosse gebildet und hierdurch wie durch den Verbrauch der aufgespeicherten Stärke wieder ein geringeres spezifisches Gewicht erlangt haben. Bei uns kamen Sommersprosse, die auf dem Wasserspiegel überwintern, überhaupt nicht zur Beobachtung; auch im geheizten Zimmer beobachtete ich nur ein Überwintern durch besondere Sprosse am Boden des Aquariums, die dann im Frühjahr wieder aufstiegen. Die *Spirodela* hat sich streng an die abwechselnde Erzeugung von zweierlei Individuen gewöhnt. Während im Mai und selbst im Juni noch die alten Wintersprosse an der Oberfläche gefunden werden, erfolgt die der neuen schon wieder vom Juni ab; die Zahl der dazwischen auftretenden Generationen von Sommersprossen ist nur eine beschränkte, aber nach den Lebensverhältnissen wechselnde. In wärmeren Heimatländern dürfte *Spirodela* ebensowenig wie *Wolffia arrhiza* Wintersprosse bilden. Exemplare von *Spirodela polyrrhiza*, die im November 1867 von E. Hildgard in Louisiana gesammelt wurden, also zur Zeit, wo in Europa die Sommersprosse abgestorben, Wintersprosse längst gebildet sind, zeigten nach Hegelmaier von Wintersprossen keine Spur.

---

5. Reihe. **Liliiflorae.**

16. Familie. **Juncaceae.**

(Bearbeitet von P. Graebner.)

Wichtigste spezielle Literatur: [1])

1. Ascherson, P. Über die Bestäubung bei Juncus bufonius L. Botan. Zeitg. 29. Bd. 1871. S. 551—555.
2. — — Noch einige Beobachtungen über die Bestäubung bei Juncus bufonius L. Botan. Zeitg. 1872. S. 697—699, 738—739.
3. Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 2. Bd. 2. Abteilung. Leipzig, 1902—1904. S. 414—526.
4. Balfour, J. H. Juncus effusus with both spirally twisted and spirally curled leaves. Journ. of Botany. 9. Bd. 1871. S. 281.
5. Batalin, A. Die Selbstbestäubung von Juncus bufonius L. Botan. Zeitg. 29. Bd. 1871. S. 388—392.
6. Blau, J. Vergleichende anatomische Untersuchung der Schweizerischen Juncus-Arten. Dissertat. Zürich. 1904.
7. Buchenau, F. Der Blütenstand der Juncaceen. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 4. Bd. 1865/66. S. 385—440.

[1]) Vgl. die allgemeine ökologische Literatur Bd. I, Abt. 1, S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert. — Die bei Angabe der Verbreitung der Arten benützten Floren sind nicht einzeln aufgezählt.

8. Buchenau, F. Juncus effusus vittatus, eine für botanische Gärten beachtenswerte Demonstrationspflanze. Botan. Zeitg. 25. Bd. 1867. S. 315 f.

9. — — Die Skulptur der Samenhaut bei den Deutschen Juncaceen. Botan. Zeitg. 25. Bd. 1867. S. 201—206, 209—211.

10. — — Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceae. Abhandl. Naturwiss. Vereins Bremen. 2. Bd. 1871. S. 363—404.

11. — — Noch einige Beobachtungen über die Bestäubung von Juncus bufonius L. Botan. Zeitg. 29. Bd. 1871. S. 845—852.

12. — — Die Deckung der Blattscheiden bei Juncus. Abhandl. Naturwiss. Vereins Bremen. 4. Bd. 1875. S. 135.

13. — — Über den Querschnitt der Kapsel der Deutschen Juncus-Arten. Flora 1877. S. 86—90, 97—104.

14. — — Die Verbreitung der Juncaceen über die Erde. Engl. Botan. Jahrb. 1. Bd. 1880. S. 104—141.

15. — — Gefüllte Blüten von Juncus effusus. Abhandl. Naturwiss. Vereins Bremen. 7. Bd. 1882. S. 375 f.

16. — — Kritische Zusammenstellung der europäischen Juncaceen. Ebend. 7. Bd. 1885. S. 153—176.

17. — — Über die Randhaare (Wimpern) von Luzula. Abhandl. Naturwiss. Vereins Bremen. 9. Bd. 1886. S. 293—299.

18. — — Juncaceae in Engler und Prantl, Nat. Pflzfam. 2. Abt. 4. Bd. 1887. S. 1—7, Nachtr. 1900. S. 9.

19. — — Monographia Juncacearum in Engl. Botan. Jahrb. Bd. 12. 1890. S. 1—495, 497, 498.

20. — — Über Knollen- und Zwiebelbildung bei den Juncaceen. Flora, 74. Bd. 1891. S. 71—83.

21. — — Über eine trügerische Form von Juncus effusus L. Abhandl. Botan. Vereins Provinz Brandenburg. 31. Bd. 1891. S. 231—236.

22. — — Über die Bestäubungsverhältnisse bei den Juncaceen. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 24. Bd. 1893. S. 363—424. — mit Anhang: Über den Bau des Pistilles und besonders der Narben bei den Juncaceen. S. 412—419.

23. — — Juncaceae in Englers Pflanzenreich. 25. Heft (IV. 36). 1906.

24. Brisseau-Mirbel, C. F. Observations sur la germination des Graminées. Annales du Muséum d'Histoire naturelle. 13. Bd. 1809. S. 145—151.

25. — — Examen de la division des végétaux en endorrhizes et exorrhizes. Annales du Muséum. 16. Bd. 1810. S. 419—458.

26. Caruel, F. Sur une particularité des graines des Luzules. Bullet. de la Société botanique de France. 14. Bd. 1867. S. 174 f.

27. — — Juncearum Italicarum prospectus. Nuovo Giorn. botan. Italiano. 1. Bd. 1869. S. 96—103.

28. Desvaux, A. N. Observations sur trois genres nouveaux de la famille des Joncinées. Journ. de Botanique. 1. Bd. 1808. S. 321—331.

29. Döll, J. Ch. Flora des Großherzogtums Baden. 1. Bd. 1857.

30. Duval-Jouve, J. Sur quelques tissus de Juncus et de Graminées. Bullet. de la Société botanique de France. 16. Bd. 1869. S. 404—410.

31. — — Sur quelques tissus de Juncus, de Cyperacées et de Graminées. Ebend. 18. Bd. 1871. S. 231—239.

32. — — De quelques Juncus à feuilles cloisonnées. Revue d. sciences naturelles. 1872. S. 117—150. Bull. Soc. botan. de France. 1872. S. 169.

33. Ebeling, M. Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. Flora, 1885. S. 179—202.

34. Elfving, F. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. 13. Bd. 1878.
35. Frank, A. B. Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868.
36. Graebner, P. Studien über die Norddeutsche Heide. Englers Botan. Jahrbücher. 20. Bd. 1895. S. 500--654.
37. — — Die Pflanzenwelt Deutschlands. Lehrbuch der Formationsbiologie. Mit 129 Abbildungen. Leipzig 1909.
38. Guppy, H. B. Waterplants and their Ways. Their dispersal and its observation. Science-Gossip. New ser. 1. Bd. 1894. S. 145—147.
39. Irmisch, Th. Zur Naturgeschichte des Juncus squarrosus. Verhandl. d. Botan. Vereins Provinz Brandenb. 6. Bd. 1864. S. 238—243.
40. — — Morphologische Mitteilungen über die Verzweigung einiger Monocotylen. Botan. Zeitg. 13. Bd. 1855. S. 41—48, 57—63.
41. Kanitz, A. Junci et Luzulae generum species per Hungariam observatae a beato Heuffelio Dre. concinnatae. Linnaea. 32. Bd. 1859. S. 189—200.
42. Klinge, J. Über einige Varietäten und Formen von Juncus bufonius L. Sitzungsber. d. naturforsch. Gesellsch. Dorpat. 6. Bd. Heft 1. 1881 (1882). S. 181—184.
43. — – Vergleichend histologische Untersuchung der Gramineen und Cyperaceenwurzeln. Mémoirs de l'academie impér. des sciences de St. Pétersbourg. 7. sér. 26. Bd. 1879.
44. Krasan, F. Erläuterungen zum Verständnis der Spirre (anthela). Flora. 1864.
45. Laestadius, L. Om formerna af Luzula campestris och arcuata. Botan. Notiser. 1858. S. 143—145.
46. Laurent, M. Recherches sur le développement des Joncées. Annales des sciences naturelles. 8. Sér. Botanique. 19. Bd. 1904. S. 97—194.
47. Laux, W. Ein Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom monocotyler Pflanzen. Verhandl. Botan. Vereins Provinz Brandenb. 27. Bd. 1887 (1888). S. 65—111.
48. Lewin, M. Bidrag till Hjertbladets Anatomi hos Monokotyledonerna. Bihang till K. Svenska Vetensk.-Akadem. Handlingar. 12. Bd. Teil 3. No. 3. 1887.
49. Meehan, Th. Monoecism in Luzula campestris. Journ. of Botany. 1868. S. 373—374.
50. Mohl, H. von. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. Bern 1834.
51. Payer, J. B. Traité d'organogénie végétale de la fleur. Paris 1857. S. 693. t. 146, fig. 1—14.
52. Petersen, O. G. Bemärkninger om den anatomiske bygning af rod og rodstock hos nogle Monocotyledoner. Botanisk Tidsskrift. 7. Bd. 1873—74. S. 210—211.
53. Potonié, H. Pseudoviviparie an Juncus bufonius L. Biolog. Centralblatt. 14. Bd. 1894. S. 11—21.
54. Raciborski, M. Conspectus Juncacearum Poloniae. Schriften Acad. Krakau. 22. Bd. 1888. S. 22 ff.
55. Rothert, W. Vergleichend anatomische Untersuchungen über die Differenzen im primären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Phanerogamen. Inaug.-Diss. Dorpat. 1885.
56. Schacht, H. Physiologische Botanik. Die Pflanzenzelle. Berlin 1852.
57. Schwendener, S. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig 1874.
58. — — Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandl. Königl. Akademie d. Wissensch. Berlin 1882.
59. — — Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Berlin 1888.
60. Tittmann, J. A. Über den Embryo des Samenkorns und seine Entwickelung zur Pflanze. Dresden 1817.

61. Van Tieghem, Ph. Sur les poils radicaux géminés. Annales des sciences naturelles. Botan. 7. Sér. 6. Bd. 1888. S. 127.
62. Velenovsky, J. Morphologische Beobachtungen. Flora 1887. S. 451—459.
63. Wille, N. Om Pollenkornes Udvickling hos Juncaceer og Cyperaceer. Christian. Videnskab. Forhandl. no. 16. 1882. S. 1—4.
64. — — Über die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen. Ebend. 1887.
65. Wisselingh, C. von. La gaîne du cylindre central dans la racine des Phanérogames. Arch. Néerlandaises scienc. ex. et. nat. 20. Bd. 1885.

Allgemeines.

Die Familie der *Juncaceen* bildet die am unansehnlichsten blühende in der natürlichen Reihe der Lilienblütigen. In der Tracht haben sie sich, wohl wegen gleichartiger Anpassungsbedingungen, sehr vielfach den Gräsern, aber auch den *Cyperaceen* genähert, ohne doch mit ihnen eine nähere Verwandtschaft zu besitzen. Besonders auffällig ist die habituelle Ähnlichkeit vieler *Juncus*-Arten mit Vertretern der Gattung *Scirpus*, von beiden Gattungen werden deshalb auch die Arten mit stielrunden Blättern im Volksmunde als „Binsen" bezeichnet. Auch der morphologische Aufbau ergibt neben dem „Binsenblatte" (s. Bd. I, Abt. 1, S. 36) ähnliche Bilder, sowohl bei den kriechenden als bei den dichte Rasen (Bülten) bildenden Arten beider. Gleichfalls eine große Ähnlichkeit besteht zwischen Arten der Gattung *Luzula* und *Carex*, namentlich die im Frühjahr blühenden Arten beider sind oft außerordentlich gleichartig gestaltet.

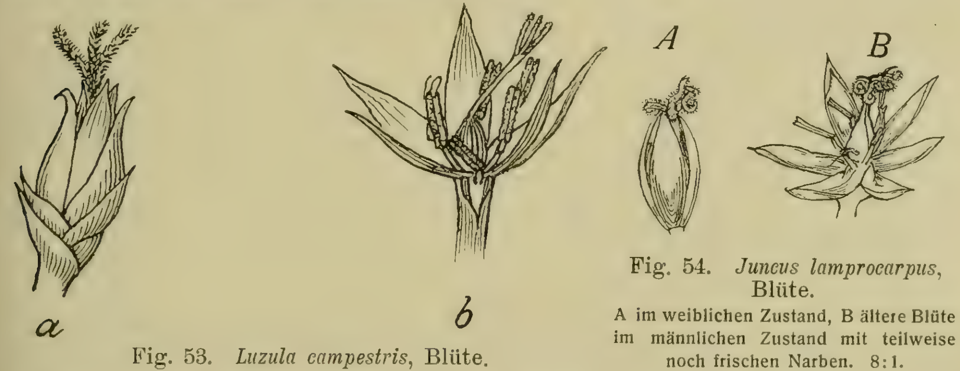


Fig. 53. *Luzula campestris*, Blüte. a im weiblichen, b im männlichen Stadium. 5:1. (Orig. Kirchner.)

Fig. 54. *Juncus lamprocarpus*, Blüte. A im weiblichen Zustand, B ältere Blüte im männlichen Zustand mit teilweise noch frischen Narben. 8:1. (Orig. Kirchner.)

Unter den *Liliifloren* stehen die *Juncaceen* den *Liliaceen* durch den oberständigen Fruchtknoten und das zumeist 6zählige Androeceum am nächsten, sind aber von diesen, wie von den übrigen Familien, durch den Gehalt des Nährgewebes der Samen an Stärke, die bei den übrigen fehlt, verschieden. Auch im Blütenstande weichen die *Juncaceen* durch den Besitz von Spirren von den verwandten Gruppen ab.

Die Blätter aller heimischen *Juncaceen* sind schmal, entweder grasartig flach oder binsenartig stielrundlich, die flachen Blätter der Gattung *Luzula* sind häufig gewimpert. Die Blattstellung ist spiralig, kann aber öfter in eine $^1/_2$-Stellung übergehen. Das Vorblatt jedes Zweiges ist scheidenartig. Die Blüten sämtlicher Arten sind mehr oder weniger unansehnlich, ihre Perigonblätter durchscheinend, hochblattartig, meist trockenhäutig (dadurch an die Spelzen der *Gramineae* und *Cyperaceae* erinnernd), ihre Farbe ist meist grünlich, weiß, braun,

gelb oder auch purpurrot. Von den beiden, aus je 3 Staubblättern bestehenden Kreisen des Androeceums schlägt der innere mitunter fehl. Die Blüten sind bei der bei weitem größten Mehrzahl der Arten protogynisch, die Staubblätter entwickeln sich oft längere Zeit nach den Narben zur Geschlechtsreife, so daß oft 2 deutliche Stadien zu unterscheiden sind (Fig. 53), hin und wieder nähern sich auch beide Stadien, sodaß zu Beginn des männlichen Stadiums die Narben noch empfängnisfähig erscheinen (Fig. 54). Die neuerdings von Laurent (46, S. 106, 182) ausgesprochene Ansicht, daß eine Reihe von Arten protandrisch sei, wird schon von Buchenau (23, S. 2) bekämpft, auch ich sah niemals protandrische *Juncaceen*. Der Blütenstaub besteht aus Pollentetraden, 4 Pollenzellen sind eng miteinander verbunden (Fig. 55). Der Griffel ist bei den *Juncaceen* häufig kurz, seltener verlängert, an der Spitze in 3 Narben gespalten, die meist fadenförmig und mit langen, glashellen Papillen besetzt sind, wie sie bei den windblütigen Pflanzen sich verbreitet finden. Der Wind spielt denn auch bei der Befruchtung der *Juncaceen* eine große Rolle, die Blüten sind meist anemogam. Die Frucht ist bei allen heimischen Arten eine

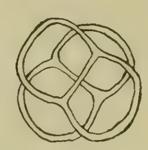
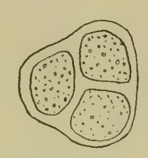




Fig. 55. *Luzula campestris*, Pollen; links trocken, i. d. Mitte nach längerem, rechts nach kürzerem Liegen in Glycerin. 300 : 1. (Nach Buchenau.)




Fig. 56. *Luzula pilosa*, Samen. Links von außen, rechts im Längsschnitt. 10 : 1. (Nach Buchenau.)

Kapsel, die durch Mittelteilung der Fächer 3klappig aufspringt. Die Samenanlagen sind stets anatrop, die Samen eiförmig oder feilspanartig. Die Samenschale umgibt den Samen locker, sie bildet an der Spitze oder am Grunde oft eine beutelartige Aussackung. Der Keimling befindet sich in der Nähe des Nabels, er ist gerade, besitzt ein großes Keimblatt und ein kräftiges Würzelchen, welche in der Achse des stärkehaltigen Nährgewebes liegen (Fig. 56).

Im Gebiete, wie überhaupt in Europa, kommen nur die beiden Gattungen *Juncus* und *Luzula* vor, von denen die letztere durch die einfächerige, nur 3samige Kapsel, die flachen, fast stets am Rande behaarten Blätter mit geschlossenen Scheiden sehr ausgezeichnet ist. Nach Buchenau (23, S. 30) ist *Luzula* (und die aus ihr abzuleitenden ausländischen Gattungen) wahrscheinlich aus einem den *Junci poeophylli* ähnlichen Typus, wenn nicht gar aus einem solchen selbst herzuleiten; von einem solchen Typus leitet er auch die übrigen, sehr vielgestaltigen Arten der Gattung *Juncus* ab.

1. Gattung. **Juncus L., Binse.**

Juncus besitzt eine vollständig oder auch unvollständig 3fächerige, selten nur 1fächerige, aber immer mehrsamige Kapsel. Die Blätter sind meist pfriemförmig, stets kahl und oft stielrund, seltener flach, stets mit offenen Scheiden versehen. Die ganze Gattung zerfällt nach Buchenau in eine Anzahl von natürlichen Gruppen, die z. T. auch ökologisch eigenartig sind.

1. Gruppe. ***Poeophylli*** Buchenau.

Die ziemlich zahlreichen und verschieden gestalteten Arten dieser Gruppe sind z. T. einjährig, zum größern Teile aber ausdauernd, ihr Blütenstand ist

meist mehr oder weniger reich zusammengesetzt, die Kapsel ist 3fächerig oder unvollkommen 3fächerig, seltener 1fächerig und enthält meist kleine Samen. — Die einjährigen Arten sind durch 4 im Gebiete vertreten, die eine Gesamtart bildenden *J. bufonius* und *J. ranarius* besitzen eiförmige, *J. tenagea* und *J. sphaerocarpus* kugelförmige Kapseln, erstere außerdem neben der Blattspreite in 2 Öhrchen vorgezogene Blattscheiden. Die ausdauernden Arten, sämtlich mit spirrenartigen Blütenständen, haben z. T. ziemlich flache Blätter, und zwar der durch kurz kriechende Grundachsen und mit einem Laubblatte besetzten Blütenstengel ausgezeichnete *J. compressus* und der nahe verwandte *J. Gerardi*, während *J. tenuis* kein Laubblatt am Blütenstengel trägt und eine rasenförmige Grundachse besitzt. Mit tiefrinnigen Laubblättern versehen sind der gebirgsbewohnende *J. trifidus* mit armblütigem, meist von den laubartigen Hochblättern überragtem Blütenstande und der auf Mooren und Heiden wachsende *J. squarrosus* mit reichblütigem, nicht von laubartigen Hochblättern überragtem Blütenstande.

1. Juncus bufonius L. Kröten-Binse, 2. J. ranarius Perr. u. Song. Frosch-B.

Die Verwandtschaftsverhältnisse dieser beiden zweifellos nahe miteinander verwandten Arten sind einigermaßen strittig. Buchenau, der schon früher die Artberechtigung der zweiten bestritten hatte, erklärt sie in seiner letzten Arbeit (23, S. 106) für eine Übergangsform zu seiner var. *halophilus*, die typisch in Mitteleuropa nicht vorkommt. Ascherson und ich haben uns aber (3, S. 423) bereits dahin ausgesprochen, daß die Pflanze einen so niedrigen systematischen Rang sicher nicht einnimmt; ihre mit dunkelroten Scheiden versehenen unteren Blätter und die abweichenden Längenverhältnisse der Perigonblätter scheinen neben der eigenartigen Tracht durchaus konstant. Wir beobachteten die Pflanze zahlreich im wilden Zustande, und auch die mehrmals im Botanischen Garten ausgeführten Kulturversuche ließen sie konstant erscheinen, so daß ich sie auch weiterhin als Art betrachten möchte, die in ähnlicher Weise sich zu *J. bufonius* verhält, wie *J. Gerardi* zu *J. compressus*.

J. bufonius ist fast über die ganze Erde verbreitet und findet sich in allen 5 Erdteilen; nur in den kalten Zonen fehlt er, doch ist er beispielsweise in Südgrönland noch heimisch. Als Hauptstandort ist für die Art kahler Sand- und Schlammboden an feuchten Stellen zu nennen. Sobald irgendwo feuchter Boden kahl gelegt ist, sei es durch Abschlämmen, durch Abtrag, durch Verschwinden des Wassers oder durch den Pflug, so findet sich die Krötenbinse meist in großen Mengen vor, oft das Gelände dicht bedeckend. Wenn aber ausdauernde Arten den Platz zu überziehen beginnen, verschwindet sie allmählich wieder, nur an freien Stellen zwischen den großen Arten hie und da sich erhaltend. Gegen zeitweise Überschwemmungen ist sie recht unempfindlich, sie vegetiert längere Zeit ohne Schaden. Es ist dies der Grund, weshalb die Art auf feuchten Äckern gewisserweise die Trespe *Bromus secalinus* ersetzt, indem sie auf dauernd feuchtem, namentlich auf etwas anmoorigem Grunde, der auch für die Trespe nicht besonders geeignet scheint, den Boden zwischen den nur noch spärlich stehenden Getreidehalmen fast rasenartig dicht bedeckt. Von den im Gebiete herrschenden klimatischen Verhältnissen scheint die Art wenig abhängig, sie kommt ebenso in den trockeneren Klimaten mit vorwiegend Pontischer Flora wie in den regenreicheren des Nordwestens vor, selbst auf den Nordseeinseln ist sie vorhanden. Nur wechseln die Standorte naturgemäß mit dem Klima, in trockeneren Gegenden findet sich die Krötenbinse fast nur an feuchten Gewässerrändern, an und in ausgetrockneten Teichen, Gräben und großen Pfützen, in Nordwestdeutschland dagegen wird sie viel häufiger als Ackerunkraut, in Wagengeleisen, auf Landwegen, an Wegrändern etc. beobachtet. In den Alpen steigt sie in der südlichen



Fig. 57. *Juncus bufonius.*
1. Typische Form an feuchten, bewachsenen Orten; 2. an offenen Stellen; 3. an trocknen Stellen; 4. Zwergform var. parvulus Hartm.; 5. sehr zierliche Form schattiger Orte (var. capillaris Rchb.); 6. var. grandiflorus Schult. mit lang zugespitzten Perigonblättern; 7. var. mutabilis (Savi; var. fasciculatus Koch) mit gedrängten Blüten; 8. var. viviparus A. u. G. mit in Laubsprosse auswachsenden, z. T. nur halb vergrünten Blüten; 9. Blüten mit ungleich langen, 10. mit fast gleichlangen Perigonblättern; 11. reife Kapsel; 12. Samen. 1—8 nat. Gr., 9—12 vergr. (1—3, 9, 11, 12 nach Reichenbach, das übrige Original.)

Schweiz bis zu 2000 m, in Tirol etwa bis 1800 m auf. Nicht unerwähnt mag sein, daß sie zu den wenigen einheimischen Pflanzen gehört, die auch in den warmen Gewächshäusern eine normale Entwicklung von der Keimpflanze bis zur reifen Frucht durchmachen. Mit zahlreichen anderen keimen die Samen auf den Blumentöpfen, aber nur wenige, wie *Poa annua*, die eingeschleppte *Oxalis stricta*, vermögen wie *J. bufonius* reifen Samen zu erzeugen, die meisten gehen vorher an Erschöpfung zugrunde.

Je nach dem Standorte ist die Pflanze außerordentlich veränderlich; es ist gerade bei ihr besonders schwer, die Konstanz der Formen zu prüfen, da, wie unten erwähnt wird, die Aussaatversuche so häufig fehlschlagen. Von verschiedenen Standorten gesammelte, von ganz außerordentlich abweichend aussehenden Pflanzen stammende Samen ergaben häufig an gleichem Orte ganz gleichartig aussehende Gewächse; je nach den herrschenden Feuchtigkeits- und Belichtungsverhältnissen bildet sie die Tracht aus. Bei der typischen Form (Fig. 57, 1—3) sind die Stengel ziemlich kräftig, meist 10—25 cm hoch und nicht sehr zahlreich; sind sie zahlreicher, dann steigen die seitlichen bogig auf. Die Spirrenäste sind ziemlich verlängert und tragen die untersten Blüten an oder unter ihrer Mitte. An feuchten Orten, besonders im Mittelmeergebiete, selten in Mitteleuropa, findet sich eine Form mit sehr zahlreichen, sämtlich starr aufrecht stehenden Stengeln (var. *scoparius* A. u. G.), deren Spirrenäste wenig spreizen, sondern gleichfalls ziemlich starr aufrecht stehen; die Blüten finden sich nur über der Mitte, meist nur im oberen Drittel. Wohl durch das Gebirgsklima beeinflußt ist die var. *alpinus* Schur, die in Siebenbürgen über 2000 m wächst, sie hat einen fast fadenförmig dünnen Stengel und mehr oder weniger vereinzelt stehende Blüten. Eine sehr üppige Form entwickelt sich auf feuchten, fruchtbaren Äckern, sie wird dort bis zu 50 cm hoch (var. *giganteus* A. u. G.) und bildet meist einen dichten Rasen; ihre Stengel und Blütenstände sind mechanisch wenig fest, daher ziemlich schlaff. Das Gegenteil stellt eine Pflanze trocknerer Orte und saurer, nährstoffarmer Heiden dar, var. *parvulus* Hartm. (var. *jadarensis* N. Bryhn.); diese wird oft noch nicht 2 cm hoch, ihre Stengel sind oft nur einblütig (Fig. 57, 4). Bemerkenswert ist dann noch die mit zahlreichen Namen belegte, besonders im Mittelmeergebiete wachsende Form var. *mutabilis* (Savi), die meist ziemlich klein und dicht rasenförmig ist, ihre Blätter sind meist zahlreich und die Blüten zu 2—3 genähert (Fig. 57, 7).

Die Keimung von *J. bufonius* geht bei Aussaaten, wie auch bei andern Pflanzen ähnlicher Standorte (z. B. *Linum catharticum*) nicht immer reichlich vor sich, selbst ganz frische Samen keimen mitunter zum kleinsten Teile oder gar nicht. Die äußerste, dünne Schicht der Samenhaut quillt ebenso wie bei einigen andern Arten der Gattung, bei Berührung mit Wasser schleimig auf und kittet den Samen dadurch an die umgebenden Erdpartikelchen fest. Die Keimung selbst verläuft dann bei der größten Mehrzahl der *Juncaceen* ziemlich gleichartig nach dem 6. Monocotylen-Typus von Klebs (**101**). Das Ende des Würzelchens tritt aus der Samenschale hervor und wendet sich im kurzen Bogen dem Boden zu, dem ganzen Pflänzchen dadurch eine etwas hufeisenförmige Gestalt gebend. Das Würzelchen bleibt stets kurz, seine Spitze senkt sich in den Boden ein und am Wurzelhalse entsteht ein Kranz von Wurzelhaaren (Fig. s. unter *J. balticus*), der das junge Gebilde am Boden festheftet. Der sehr große Kotyledon, der anfangs die Hauptmasse des Keimlings ausmacht, bleibt meist lange in der Samenschale stecken und saugt aus dem Reste des Samens das Endosperm heraus; zu diesem Zwecke sind die Zellen der Spitze des Kotyledon sehr dünn und zart. Hat sich die Pflanze mit der primären Wurzel festgeheftet, so hebt der Kotyledon seine Spitze in die Höhe und streckt sich gerade; zu gleicher Zeit ergrünt der Kotyledon und tritt aus der Kotyledonarspalte das erste Laubblatt hervor. In diesem Zustande oder vor

dem Entstehen des ersten Blattes ist die Pflanze vielfach verkannt worden. Ältere Schriftsteller deuteten die meist in großen Mengen neben einander entstehenden Pflanzen als Pilze (Petiver[1]) nennt sie pinheaded cobweb mushroom), oder hielten sie für *Isoëtes*, *Subularia* oder auch *Litorella*; namentlich als *Subularia aquatica* ist sie öfter angesprochen worden. — Im Spätsommer legen sich die Fruchtstengel oft auf den Boden und aus den Kapseln oder an ihnen keimen die durch die Schleimbildung hervorquellenden Samen und erzeugen so das Bild einer Viviparie (10, S. 387[2]). Bei länger andauerndem Regenwetter kommt das Auskeimen der Samen auch ohne Umlegen der Stengel zustande. — Die Jahreszeit der Keimung ist verschieden. Es entwickeln sich außer im Herbste zahlreiche Pflanzen im Frühjahr; die ersteren, die also einjährig überwinternde Formen liefern, sind in der Tracht von den im Frühjahr aufgewachsenen meist verschieden, sie sind fast stets reichlicher verzweigt, erzeugen im Herbste schon einen Büschel von Blattrosetten, die im Frühjahr die Blütenstengel treiben. Schon bald nachdem die ersten Blätter gebildet sind, beginnt die Bestockung; bereits in der Achsel der untersten Blätter des Haupttriebes entstehen die Seitentriebe, von denen der in der Achsel des zweiten Blattes meist der kräftigste wird. Sobald durch Anlage der Laubblätter die Achse sich zu bilden beginnt, entstehen auch die Seitenwurzeln, die die junge Pflanze bald fest verankern und mit deren Ausbildung auch die schnelle Kräftigung der Pflanze Hand in Hand geht. Die im Frühjahr keimenden Samen bilden meist keine deutlichen Blattrosetten, sondern meist in geringerer Zahl entstehen sofort schlanke Stengel. Die Tracht dieser Pflanze ist besonders auf den im Frühjahr bestellten feuchten Getreideäckern typisch ausgebildet. Anscheinend viel seltener, aber doch hie und da reichlich zu beobachten sind diejenigen Formen, die zwar auch im Frühjahr, aber erst später als die eben erwähnten, bis zum Frühsommer hin keimen und nun zunächst auch zur Bildung einer Blattrosette schreiten, aus der dann erst im Juli oder gar noch später die Blütenstengel entstehen. Ende Juli sieht man meist die ersten Blüten dieser Form sich öffnen. Man findet sie auf spät bestellten Äckern (Rüben, seltener Kartoffeln) und besonders an schwach salzigen Strandstellen und auf feuchtem, kahlem Heideboden. An den letzteren Standorten wird die Keimung und Frühjahrsentwickelung anscheinend durch die Kälte des Bodens verzögert. — Daß die Keimung der Samen sich über das ganze Jahr verteilt, ergibt sich außer dem Auftreten auf Blumentöpfen etc. u. a. auch aus Buchenaus Beobachtungen über die Unkrautflora des Kulturlandes der Städte.[3]) Buchenau hatte während eines Jahres alle in einem kleinen Vorgärtchen von nur 8,75 qm Fläche in Bremen aufgehenden Unkrautpflanzen allwöchentlich entfernt und möglichst bestimmt; er fand nicht weniger als 2683 Keimpflanzen. Unter ihnen spielte auch *J. bufonius* eine Rolle, noch Mitte August fanden sich seine sicher erkennbaren Keimpflanzen vor.

Nach der Bildung des zweiten oder dritten Laubblattes verschrumpft und vertrocknet der Kotyledon meistens.

Die Wurzeln sind sehr dünn, sie stehen zahlreich büschelig am Grunde der Pflanze. Wie alle Arten der Familie so haben auch sie Wurzelhaare und zwar von mäßiger Länge. Das ziemlich stark entwickelte Rindengewebe ist von radialen Luftgängen durchsetzt. Die Schutzscheide um das zentrale Bündel ist je nach der Trockenheit oder Nässe des Standortes stärker oder schwächer entwickelt (vgl. bes. *J. squarrosus*). — Hie und da beobachtet man an den Wurzeln Knöllchen, die etwas an die der *Leguminosen* erinnern, bei *J. bufonius* werden

---

[1]) Gazophylacii naturae et artis decades. 1702—1709. 51, Fig. 7.

[2]) Vgl. auch 54 und H. Potonié in Naturwiss. Wochenschr. 9. Bd. 485.

[3]) In Festschrift z. Aschersons 70. Geburtstage 1904. S. 27 ff.

sie durch einen Pilz aus der Familie der *Ustilagineen*, *Schinzia Aschersoniana* Magn. veranlaßt.

Die Stengel sind, wie schon oben bemerkt wurde, am Grunde büschelig verzweigt. Die Verzweigung geschieht sehr ausgiebig durch Achselsprosse der grundständigen Blätter. Die untersten Stengelglieder sind sehr gestaucht, nur wenn sie eingeschüttet werden, verlängern sie sich, wie bei allen rasenbildenden Pflanzen, mehr oder weniger ausläuferartig. Sie beginnen, wie alle Seitensprosse, die zu Laubtrieben werden, mit einem weißen, adossierten Vorblatte, welches zwei Kiele aufweist, keine Knospe in der Achsel trägt und dem meist einige grundständige Laubblätter folgen. Sehr bald aber verlängern sich sämtliche Stengel zu blütentragenden Schäften, je nach den Standorten werden sie, wie oben erwähnt, nur wenige cm oder bis zu etwa 3 dm hoch. Je nach der Größe werden nun ein bis zwei, selten mehr Laubblätter stärker über die grundständigen herausgehoben, so besonders bei der südlichen Rasse *foliosus* (Des.), bis oben die in ihren Achseln befindlichen Seitenzweige des Blütenstandes oder die Blüten tragenden Blätter beginnen. An kleinen Formen bleiben oft alle Laubblätter grundständig oder fast so, nur die (z. T. laubartigen) Hochblätter sind herausgehoben. Im anatomischen Bau gehört die Art zu Schwendeners und Raunkiärs „*Luzula*-Typus", d. h. zwischen dem Mark und dem grünen Rindengewebe zieht sich ein geschlossener Ring mechanischer Elemente hin, der also die Gestalt einer hohlen Säule besitzt (58, S. 75), in Erweiterungen dieses Ringes (vgl. *J. squarrosus*) liegen die Hauptgefäßbündel des Stengels, die normalen Bau zeigen, eingebettet. Sie sind ganz von mechanischem Gewebe umgeben. Zwischen den Hauptbündeln liegen an der Außenseite des mechanischen Hauptringes noch kleinere Bündel, die je nach dem Standort mit mehr oder weniger mechanischen Zellen belegt sind.

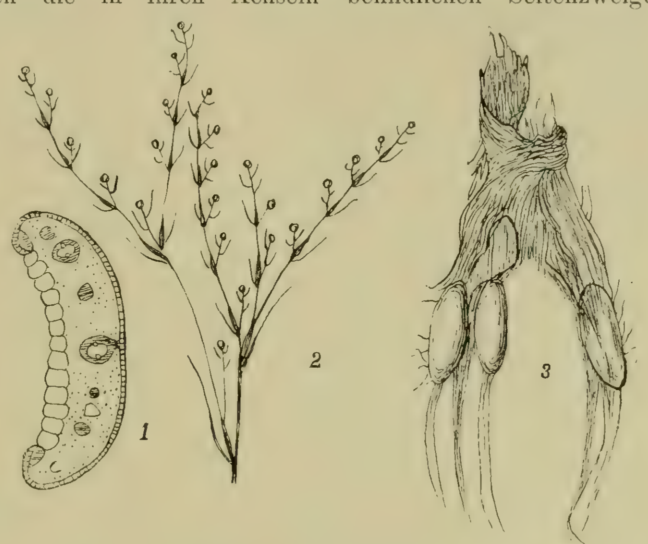


Fig. 58. *Juncus bufonius*.
1. Blatt-Querschnitt, vergr. 2. Schema des Blütenstandes. 3. Inneres einer kleistogamen Blüte, die Narbenpapillen dicht verflochten, aus den Antheren treiben Pollenschläuche; stark vergr. (1, 2 nach Buchenau, 3 nach Ritzerow.)

Die Blätter sind flach bis rinnig, ihre Länge ist je nach dem Standorte verschieden, namentlich nach dem Grade der Beschattung; dabei ändert auch die Breite und die mechanische Festigkeit erheblich ab: an schattigen Plätzen finden sich mitunter sehr hellgrüne, breit- oder schlaffblättrige Formen. Wenige Arten der Gattung scheinen so fähig, sich den Belichtungsverhältnissen anzupassen. Am Grunde sind die Laubblätter mit einer deutlichen Scheide versehen, die an den grundständigen oft ziemlich lang werden kann, und hier grau bis gelb- oder rötlich-braun gefärbt ist. Oben neben der Spreite ist die Scheide allmählich verschmälert, also nicht (wie bei *J. tenageia*) in Öhrchen vorgezogen. Die Spreite läuft oberwärts in eine dünne bis fadenförmige Spitze aus. Der anatomische Bau des Blattes (Fig. 58, 1) ist ziemlich ein-

fach (6, S. 36). Auf der Unterseite zieht sich eine ziemlich derbe Epidermis entlang, welche die Spaltöffnungen trägt; diese sind bei den *Juncaceen* von Buchenau auch in ihrer Entwicklungsgeschichte genau studiert und bei den meisten Arten ziemlich gleichartig gebaut. Sie liegen in Längsreihen über dem Assimilationsparenchym etwa im Niveau der Epidermis, sind fast eben so breit als hoch und bestehen aus vier Zellen, zwei Schließzellen und zwei Nebenzellen. Die Nebenzellen werden meist größer als die Schließzellen, sie umfassen sie unten, oft aber auch oben teilweise und besitzen oben und unten die dünneren Stellen, die Hautgelenke, welche dem Öffnen und Schließen der Spaltöffnung dienen; ein Außenhof ist nicht vorhanden (23, S. 18). Das Innere des Blattes ist ausgefüllt von dem grünen Blattparenchym, in welches die Gefäßbündel eingebettet sind und welches mehr oder weniger große Interzellularräume besitzt, die zwischen den Gefäßbündeln zu größeren Luftgängen vereinigt sind. Auf der Oberseite des Blattes setzt sich zunächst an den Rändern die Epidermis wie auf der Unterseite fort, hier auf jeder Seite ein gleichfalls nach den Standorten verschieden derbes Sklerenchymbündel bedeckend. Zwischen den beiden Randbündeln, die sehr wesentlich der mechanischen Festigkeit dienen, besteht die Epidermis aus großen, die übrigen um das mehrfache an Größe übertreffenden Zellen, die als Wasserspeichergewebe dienen. Duval-Jouve bezeichnet diese Zellen als *cellules bulliformes*.

Echte Niederblätter kommen hier wie bei allen einjährigen Arten nicht vor, nur kleinere, selten spreitenlose Blattscheiden finden sich hie und da am Grunde der Triebe. Die untersten Hochblätter, die Tragblätter der Blütenstandäste sind laubblattartig, die oberen sind klein und meist bleich. Oben im Blütenstand sind sowohl Tragblätter als Vorblätter der Blüten vorhanden.

Die bei dieser Art in der Größe außerordentlich wechselnden Blütenstände sind deutlich spirrenartig, d. h., sie stellen Rispen dar, deren untere Äste die oberen stets übergipfeln. Jeder Zweig des Blütenstandes beginnt, ähnlich wie die Laubsprosse, mit einem zweikieligen adossierten Vorblatte (Fig. 58, 2). Kräftige Blütenstände entwickeln zunächst eine fächelartige Verzweigung, d. h. unterhalb der stets endständigen Blüte erfolgt aus den Achseln der ihr vorhergehenden kleinen Hochblätter (Zwischenblätter, Vorblätter) keine Verzweigung, sondern aus der Achsel des Grundblattes oder mehreren unteren entspringt ein Hauptsproß, der sich nun mitunter noch fächelartig teilt, je nach der Größe des Blütenstandes aber sofort oder später in eine Sichel, also einen scheinbar traubigen Blütenstand übergeht. Sie kommt dadurch zustande, daß an den kurzen mit einer Blüte abschließenden Sprossen stets nur aus der Achsel des untersten Blattes ein seinen Ursprungssproß übergipfelnder, ihm ähnlich gebauter Sproß entspringt, der wieder mit einer Blüte abschließt, den unverzweigten Teil seines Ursprungsprosses beiseite drückt und so scheinbar die Fortsetzung des Hauptzweiges des Blütenstandes bildet. Er verzweigt sich dann wieder in derselben Weise wie der Ursprungssproß und diese Verzweigung setzt sich, die erwähnte traubenähnliche Sichel erzeugend, mehr oder weniger lange fort.

Die geringere oder größere Zahl der Verzweigungen und damit auch der Blüten, die Länge der einzelnen Stengelglieder, besonders zwischen den Verzweigungen, bedingen nun sehr wesentlich die Tracht des Gesamtblütenstandes und damit auch der ganzen Pflanze. Je nach den Standortsbedingungen etc. werden dabei sehr verschiedenartige Bilder zustande kommen (vgl. Fig. 57, 1—5), auch darnach, ob die Feuchtigkeitsverhältnisse die gleichen bleiben oder ob sie sich im Laufe der Vegetationsperiode ändern. An trockeneren freien Standorten ist der ganze Blütenstand meist nur wenig verzweigt, ja hie und da nur aus einer Sichel bestehend, bei ganz kleinen, nur wenige cm hohen Exemplaren (var. *parvulus* Hartm., vgl. oben S. 87) ist mitunter nur eine einzige endständige Blüte vorhanden (über deren oft abweichenden Bau vgl. S. 91). Ist der

Standort feuchter, dabei aber offen, so erreicht die Pflanze an günstigen Orten die typische Entwickelung ihres Blütenstandes, reichlich fächel- oder auch reichlich sichelartige Verzweigung. An schattigeren feuchten Standorten oder zwischen höheren Pflanzen, Gräsern, Getreide etc., wo eine allgemeine Verlängerung der Stengel und Blattorgane erfolgt, tritt auch meist die Zahl der Fächelverzweigungen zurück, die einzelnen Sicheln erreichen aber oft eine große Länge, sowohl durch die Streckung der Internodien als durch die große Zahl der Sichelstufen. Je schattiger oder gedrängter die Pflanzen stehen, desto weniger spreizen auch meist die einzelnen Sicheln, durch das Aufrechtstehen werden sie oft sehr ährenartig.

Die Blüten besitzen zumeist den typischen Bau der *Juncaceen*-Blüte. Ihre Perigonblätter sind in der Mehrzahl der Fälle lanzettlich, zugespitzt, weißhäutig und mit einem mehr oder weniger deutlichen und breiten, grünen Mittelstreifen versehen. Die äußeren sind fast stets deutlich länger als die inneren. Die Perigonblätter sind in der Länge einigermaßen veränderlich, selten finden sich nur etwa 3 mm lange, und zwar bei der var. *parviflorus*. Das Gegenstück dazu ist die var. *grandiflorus* J. A. und J. H. Schult., deren Perigonblätter bis zu 7 mm lang oder sogar noch länger sind. Besonders die äußeren erscheinen dabei sehr verlängert und zu gleicher Zeit zeigen sie einen stärker grün werdenden Mittelnerven, hie und da werden sie z. T. deutlich laubartig und bilden so den Übergang zu einer sich selten findenden Vergrünung (monstr. *frondescens* Döll), bei der alle Perigonblätter wenigstens oberwärts deutlich laubartig, öfter z. T. stark verlängert sind. Der nächste Grad ist eine völlige Vergrünung und Durchwachsung zu beblätterten Sprossen (19, S. 177). Grün sind auch die Perigonblätter bei der in Siebenbürgen beobachteten var. *alpinus* Schur, die außerdem (durch klimatische Verhältnisse verursacht?, vgl. oben) sehr dünne, fast fadenförmige Stengel und sehr entfernt stehende Blätter besitzt. Sehr merkwürdig ist auf der andern Seite die seltene, im westlichen Mittelmeergebiet mehrfach beobachtete, in Mitteleuropa nur in den südwestlichen Alpen gefundene var. *leucanthus* A. und G., bei der die grünen Mittelstreifen völlig schwinden und die Perigonblätter, ebenso wie auch die oberen Hochblätter, völlig weiß sind.

Die Staubblätter sind erheblich, meist 2—3 mal kürzer als die Perigonblätter. Die Staubbeutel sind linealisch, meist etwa von der Länge der Staubfäden. Den Zahlenverhältnissen einer normalen Blüte der Familie entsprechend sind meist 6 Staubblätter vorhanden, mitunter aber auch nur 3 (es verschwinden dann die inneren), ja bei den oben von var. *parvulus* erwähnten einblütigen Exemplaren ist öfter nur eine einzelne Gipfelblüte entwickelt und diese ist dann dimer gebaut mit nur 2 Staubblättern.[1]) Die Bildung der Staubbeutel und des Pollens ist nach Buchenau bei fast allen *Juncaceen* gleichartig. Die Staubbeutel sind am Grunde angeheftet, deutlich introrS und springen in 2 deutlichen Längsspalten auf. Infolge der ungleichen Spannung zwischen der aus verlängerten Zellen bestehenden Außenschicht und der kurzzelligen inneren Spiralfaserschicht drehen sich die Beutel nach rechts auf und entleeren so den glatten trockenen Pollen (Fig. 63). Bringt man die aufgesprungenen Staubbeutel in Wasser, so nehmen sie ihre frühere Gestalt wieder an (23, S. 24). Der Pollen besteht aus rundlichen, glatten Körnern und besitzt zumeist eine hell schwefelgelbe Farbe und 0,03—0,045 mm im Durchmesser; jedes Pollenkorn ist (Fig. 55) aus 4 Zellen zusammengesetzt, die entweder paarweise gekreuzt oder in einer Ebene angeordnet sind und den Spezialmutterzellen entsprechen. Die Exine wird von der Außenwand der Urmutterzellen gebildet (63). Im Wasser quellen die Körner sehr rasch und verlieren dann die Fähigkeit, Schläuche zu treiben.

---

[1]) Buchenau in Abhandl. Naturwiss. Ver. Bremen, 2. Bd., S. 368, t. III. 1871.

Der Fruchtknoten trägt einen, wenn auch kurzen, so doch deutlichen Griffel mit gestreckten, weißen oder blaßrosa gefärbten Narben, die mehr oder weniger gedreht erscheinen. Nach Buchenau (22, S. 412, t. 11, 12) entstehen vor den äußeren Perigon- und den äußeren Staubblättern die 3 nachher den Fruchtknoten bildenden Fruchtblätter, und zwar zunächst die Narben, es wird dann der geschlossene Fruchtknoten gebildet und zuletzt entsteht der Griffel, soweit er überhaupt deutlich zur Ausbildung gelangt. Die Plazenten bilden sich an den Nähten der Fruchtblätter. Anfangs ist der Fruchtknoten völlig einfächerig, dann verlängern sich die Plazenten nach innen, die Fächer erzeugend. Da eine Verwachsung der Plazenten aber im Zentrum nicht erfolgt, ist die Dreifächerung bei *J. bufonius* wie bei den meisten Arten, eine unvollkommene. Jedem Fruchtblattrande entsprechend trägt jede Plazenta 2 Reihen von Samenanlagen. Infolge der oben erwähnten Drehung der Narben stehen die glasigen Narbenpapillen, welche meist nur kurze Zeit turgescent bleiben, weit ab.

Die Bestäubungsvorgänge der Art haben schon lange Interesse erregt (5, 1, 2, 11), sind aber trotzdem noch nicht in allen Teilen sicher bekannt. Wie Buchenau (22, S. 363 ff.) zuerst feststellte, findet das Öffnen der Blüten bei vielen *Juncaceen* in sogenannten „Pulsen" statt, d. h. bei den an einem gemeinsamen Standort vereinigten Individuen einer Art kann man sehr oft beobachten, daß an einem Tage plötzlich eine große Anzahl von Blüten sich öffnet, diese Blüten schließen sich und mehrere Tage kommen keine neuen Blüten in größerer Zahl dazu. Erst nach einem Intervall von mehreren Tagen, während dessen mitunter kaum eine Blüte geöffnet ist, öffnet sich wieder eine Anzahl Blüten auf einmal, und so wiederholt sich der Vorgang mehrere Male. Nach Buchenau dürften diese Pulse gewiß die Kreuzung der in Menge gleichzeitig geöffneten Blüten in hohem Maße fördern. Bei *J. bufonius* nun sind die Pulse zuweilen deutlich, zuweilen nicht. Über die Zeit, ob und wann sich die Blüten öffnen, sind vielfache Beobachtungen angestellt worden, die Buchenau (a. a. O.) zusammenfaßt. Normalerweise breitet sich das Perigon morgens zwischen 5 und 6 Uhr aus und ist nach 2 Stunden völlig geöffnet. Die Narben stehen während des weiblichen Stadiums, welches meistens nur 20—30 Minuten dauert (1), horizontal ab, sie überragen das Perigon nicht und sind widderhornähnlich gewunden. Dann öffnen sich die Antheren in kurzen Intervallen nach einander, mitunter öffnen sich die letzten aber erst nach 9 Uhr. Durch die oben beschriebene Drehung wird der Pollen herausgedrückt und bei der geringsten Bewegung fliegt er umher und bedeckt die Narben in genügender Zahl. Die Narbenpapillen beginnen zu verwelken und nach einigen Stunden richten sich die Narben auf und strecken sich. Meist schon um 10 Uhr vormittags, selten erst um 12 Uhr, beginnt die Blüte sich wieder zu schließen und mittags ist sie meist geschlossen. Ein nochmaliges Öffnen der Blüten findet in keinem Falle statt. Diese als Norm angegebene Blütezeit ist aber keineswegs stets zu finden, sondern zahlreiche Abweichungen finden statt, so kann man beispielsweise bei hellem, schwülem Wetter zahlreiche Blüten geöffnet sehen, die sich bei Eintritt des Regens schließen. Ebenso wie diesen Fall beobachtete ich, wie auch schon Irmisch erwähnt (11, S. 852), namentlich an der Ostseeküste öfter nachmittags nach einem Sommerregen bei klarem Wetter bis gegen Abend offene Blüten. Es scheint also, als ob die Witterungs- und Standortsverhältnisse dabei eine große Rolle spielen, selbst mittags fand ich im Juli viele offene Blüten. Andererseits habe ich an manchen Standorten, an etwas schattigen Stellen zwischen Gebüsch etc. trotz eifrigen Suchens und täglicher Beobachtung nicht eine geöffnete Blüte gesehen. Daß das Öffnen der Blüten vom Licht unabhängig ist und besonders bei Wärme und Luftfeuchtigkeit erfolgt, beweist der Umstand, daß sich die Blüten oft leicht in einer geschlossenen Botanisierbüchse öffnen.

Die geschlossen bleibenden Blüten befruchten sich meist kleistogam, oder wenn die Öffnung nur in einem geringen Klaffen der Spitze der Perigonblätter besteht, durch direktes Ausschütten des Pollens auf die Narben. Bei den kleistogamen Blüten sind solche zu unterscheiden, die ihrer Stellung nach stets kleistogam sind und solche, die es durch die Witterungs- etc. Verhältnisse sind. Ascherson weist (1, S. 551) darauf hin, daß die Endblüten und die ihnen folgenden untersten der Sicheln kleistogam sind, in ihnen sind meist nur 3 Staubblätter entwickelt (vgl. oben). Batalin (5) machte die Beobachtung, daß an gewissen von ihm studierten Pflanzen alle Blüten kleistogam waren und die Pflanzen meist 3, wenige 4, 5 oder 6 Staubblätter hatten. Es läßt dies darauf schließen, daß er mit schlecht bezw. ungünstig entwickelten Pflanzen operierte. Ähnliche Erfahrungen machte Ascherson später mit aus dem Freien entnommenen, später kultivierten Pflanzen: auch hier öffnete sich keine Blüte. Normalerweise öffnet sich aber die Mehrzahl der Sichelblüten, wenn nicht Störungen eintreten. Buchenau stellte (11, S. 485) fest, daß öfter Unterbrechungen in der normalen Aufblühfolge auftreten, so daß zwischen zwei sich öffnenden eine geschlossen bleibt, und zwar blieben zu gleicher Zeit an verschiedenen Sicheln einzelne Blüten geschlossen, denen nach oben wieder geöffnete folgten. Wie bemerkt, enthalten die geöffneten Blüten meist 6 Staubblätter, doch gehören auch bei ihnen 5, 4 und 3 nicht zu den Seltenheiten, die kleistogamen enthalten mitunter sogar nur 2 fruchtbare Staubblätter. Die Entwickelung der kleistogamen hat H. Ritzerow[1]) neuerdings eingehend untersucht, sie fand auch meist nur 3 Staubblätter, aber auch 4 und 5. Ein Endothecium war stets vorhanden, die Antheren hatten 4 Pollensäcke und öffneten sich in den meisten Fällen. Die Pollentetraden keimen innerhalb der Fächer und treiben Schläuche durch die Öffnung auf die zu einem dichten Gewebe verflochtenen, langen, fadenförmigen Narbenpapillen (Fig. 58, 3). Wahrscheinlich kommt auch ein Durchwachsen der Schläuche durch die dünne Wandschicht der normalen Öffnungsstellen und am Scheitel vor. Später werden entweder die ganzen Staubblätter am Grunde abgerissen oder die Antheren lösen sich von den Filamenten und bleiben an den vertrockneten Narben hängen. Hansgirg bezeichnet (62, S. 167) die Blüten als photo- und thermokleistogam, eine Annahme, die wie bemerkt mit Aschersons und unseren Beobachtungen nicht übereinstimmt; Wärme und Feuchtigkeit dürften die wirksamen Agentien sein, nicht das Licht.

Die Frucht (Fig. 57, 9—11) stellt eine längliche, eiförmige, dreiseitige Kapsel dar, die von den Perigonblättern eingeschlossen bleibt, ihre Farbe ist gelbbraun. Zur Reifezeit springt sie durch 3 Längsspalten auf und entläßt die Samen. Das Aufspringen geschieht wie bei den übrigen Arten dadurch, daß sich längs der Mitte der Fruchtblätter zwei starke sklerenchymatische Bündel gebildet haben, die sich von einander trennen und so die Fruchtblätter spalten. Im Innern trennen sich auch die nicht verschmolzenen Plazenten von einander. Die Samen (Fig. 57, 12) sind klein, 0,35—0,45 mm lang, meist verkehrt eiförmig, rotbraun gefärbt. Ihre Samenschale ist aus den beiden Integumenten gebildet (19, S. 33). Der Same wird zu trockenen Zeiten durch den Wind verbreitet, meist aber wohl durch das S. 87 erwähnte Aufquellen der äußeren, dünnen Samenhaut. Diese wird schleimartig, dadurch sind zu Regenzeiten öfter die Fruchtstände mit den fast froschlaichartigen Samen behängt, vorüberstreichende Tiere oder auch die Fußbekleidungen der Menschen nehmen die Samen mit, sie an anderer Stelle wieder abstreifend; deshalb ist die Pflanze häufig an feuchten Wegen u. dgl. Ebenso wird sie durch das Gefieder der Wasservögel an die Ufer anderer Gewässer verschleppt. Nach Ravn (155) sind die Samen indessen nicht fähig, zu schwimmen. — In der Gestalt

---

[1]) Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. Flora, Bd. 98. 1908. S. 170

und Größe ist die Kapsel einigermaßen veränderlich, in der Mehrzahl der Fälle ist sie etwa 5 mm lang, von der oben beschriebenen Form, bei der var. *scoparius* A. und G. rundlich eiförmig, meist nicht über 3 mm lang, bei der oben erwähnten var. *mutabilis* (Savi) im Gegenteil oft schlanker als beim Typus.

Hie und da kommen Vergrünungen der Blüten vor, nicht selten sind schon die Perigonblätter erheblich länger als die Früchte (var. *rostratus* Hausmann, vgl. auch oben die var. *grandiflorus*, Fig. 57, 6), öfter sind sie dann mehr oder weniger deutlich laubartig, und oft nur in einem Teile der Blütenstände findet auch eine Vergrünung der Fruchtblätter statt und schließlich ein völliges Durchwachsen mit Ausbildung kleiner Laubblattrosetten aus dem Innern der Blüten (Fig. 57, 8, monst. *viviparus* A. und G., vgl. 19, S. 177). Über die Pseudoviviparie der in der Frucht keimenden Samen s. oben S. 88. Die Laubblattrosetten solcher vergrünten Blütenstände vermögen sich unter Umständen zu bewurzeln, wenigstens gelang es mir, sie auf feuchtem Boden niedergelegt und am Grunde bedeckt dazu zu bringen; in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle gehen sie in der freien Natur sicher zu Grunde, weil die wenig oder keinen Samen erzeugenden Blütenstände leicht sind und aufrecht stehen bleiben. Die Ausbildung der Vergrünung scheint auch, z. T. wenigstens, von Standortsverhältnissen abhängig zu sein, denn ich beobachtete sie am häufigsten an feuchten, etwas schattigen Stellen.

J. ranarius Song. und Perrier ist, wie schon oben S. 85 erwähnt wurde, eine etwas kritische Pflanze, die zweifellos dem *J. bufonius* nahe verwandt ist, von den verschiedenen Schriftstellern aber sehr verschiedenartig bewertet wird. Mir erscheint *J. ranarius* zum mindesten als eine biologisch sehr interessante und wenigstens z. T. konstante, selbständige Form.

Abweichend von *J. bufonius* wächst *J. ranarius* fast ausschließlich auf salzhaltigem Boden und zwar nicht selten mit jenem vergesellschaftet, oft ohne daß man irgendwelche Übergänge fände. Besonders verbreitet ist die Pflanze in der Nähe der Nord- und Ostseeküste, wo sie an kahlen Stellen mitunter in Menge zu finden ist, oft aber auch auf den von salzhaltigem Schlick und Schlamm erfüllten Stellen zwischen anderen größeren Pflanzen vorkommt. Besonders zahlreich sieht man sie an den Rändern von Brackwasser enthaltenden Strandgewässern oder, wenn diese von schwankendem Wasserstande sind, den feuchten Boden ganz bedeckend. Beim Eintrocknen des Schlickes sitzt sie in den Stücken des stark aufreißenden Bodens fest, so daß es oft kaum möglich ist, sie daraus zu entfernen. Im Binnenlande Deutschlands scheint die Art sehr zerstreut zu sein, stellenweise fehlt sie jedenfalls auf weite Strecken. Außerhalb des Gebietes ist sie vermutlich gleichfalls über einen großen Teil der Erdoberfläche verbreitet, gesehen haben wir sie aus dem nördlichen Europa, aus dem Mittelmeergebiete, Asien, Süd-Afrika und Nordamerika, ob es sich dabei z. T. um Einschleppungen oder ähnliche Formen handelt, sei dahin gestellt.

In der Größe bleibt *J. ranarius* hinter *J. bufonius* meist erheblich zurück, er bildet meist kurze, dichte, büschelartige Rasen. Die Stengel sind erheblich starrer und oft stark gebogen, das gibt der ganzen Pflanze eine eigenartige Tracht, die sie aus der Entfernung schon kenntlich macht. Ihre Verzweigungen spreizen meist weit. Die Blätter sind gleichfalls starrer und derber, ihre Spreite ist oft fast sichelartig gebogen, besonders auffällig sind aber die dunkelrot gefärbten Scheiden der unteren Blätter, die für diese Art charakteristisch erscheinen. Auch die Äste der Spirren spreizen stark von einander, die Sicheln sind auffällig kurz, sie tragen meist nur 2, hie und da auch 3 Blüten, die an der Spitze der Sichel genähert sind. Die Blüten, deren innere Perigonblätter etwas kürzer sind, während die äußeren die Länge der Kapsel erreichen oder etwas länger sind als diese, scheinen immer kleistogamisch zu sein. Auch

die Gestalt der Fruchtkapsel ist verschieden, sie ist nach dem Grunde deutlich verschmälert. Entsprechend der größeren Derbheit der Stengel bleiben sie auch nach der Fruchtreife und der Samenverbreitung oft lange erhalten und noch nach dem Winter sind sie an den Fundorten zahlreich vorhanden.

3. Juncus tenagea Ehrh. Sand-Binse.
4. J. sphaerocarpus Nees. Kugelfrüchtige B.

J. tenagea wächst wie die vorige Art meist gesellig an ihren Standorten, auch sie liebt feuchten Lehm- und Sandboden, ist aber sehr viel weniger verbreitet als die Krötenbinse. In den Heidegebieten ist er besonders an abgeplaggten Stellen zu finden. In Mitteleuropa ist *J. tenagea* zerstreut bis selten, im Westen verbreiteter, fehlt aber namentlich im Osten auf weite Strecken, an der Nordseeküste wächst er noch auf der Nordseeinsel Sylt. In den Gebirgen findet er sich kaum irgendwo in größeren Höhen, am Monte Cenere, im schweizerischen Kanton Tessin, ist er in etwa 600 m beobachtet worden. Auch im südlicheren Gebiete, so in Württemberg, Süd-Bayern, Tirol, Kärnten, Salzburg, Oberösterreich ist die Pflanze nicht gefunden worden. In ihrer Gesamtverbreitung zeigt sich ein Teil der Nordgrenze bei uns, *J. tenagea* fehlt bereits auf den britischen Inseln, findet sich aber in Dänemark, im östlichen Europa, im mittleren und südlichen Rußland. Im ganzen westlichen und südlichen Europa ist die Art zerstreut. Von außereuropäischem Vorkommen ist nur das in Nord-Afrika sicher, während die asiatischen Angaben im Kaukasus, Kleinasien und dem Libanon der Bestätigung bedürfen. — In ähnlicher Weise, wie es noch ausgeprägter bei der folgenden Art der Fall ist, gehört *J. tenagea* zu den „Vagabunden". Während er oft an einer Stelle in großer Zahl den Standort ganz überzieht, sucht man ihn vielleicht im nächsten Jahre vergebens oder findet ihn doch nur in geringer Zahl. Nicht selten tritt er, ohne daß der Standort im großen Ganzen eine wesentliche Veränderung erfahren hat, nach Jahren wieder massenhaft auf. Mitunter wächst die Pflanze auch mehrere Jahre zahlreich, um dann wieder zu verschwinden und erst nach langer Zeit vielleicht wieder aufzutauchen; sie führt



Fig. 59. *Juncus tenagea.*
1. Habitusbild, 1:1; 2—4 schematisierte Blütenstände; 5. Fruchtknoten mit geknäuelten Narben, vergr.; 6. Frucht, vergr. (1, 5, 6 z. T. nach Reichenbach, 2—4 nach Buchenau.)

während der Zeit wohl in wenigen Exemplaren ein verstecktes Dasein. Es dürften wohl im wesentlichen die Feuchtigkeitsverhältnisse zur Zeit der Keimung und Entwickelung der jugendlichen Pflanze sein, die da den Ausschlag geben.

In der Tracht und den morphologischen Verhältnissen zeigt *J. tenagea* viel Ähnlichkeit mit *J. bufonius*. Die Verzweigung geschieht ebenfalls gleich aus den untersten Blattachseln, und dadurch entsteht der büschelige Wuchs. Die Stengel, die meist sehr dünn sind, stehen meist starr aufrecht, seltener sind sie aufsteigend und schwanken in der Länge gewöhnlich zwischen 5 und 30 cm, hie und da erreichen sie auch eine Länge von 40 cm. Die Blätter sind meist schmal-linealisch, oberseits rinnig, ändern aber je nach dem Standort auch in der Breite ab, sie werden bis über 1 mm breit. Abweichend von den übrigen verwandten Arten ist aber die Scheide an den unteren Blättern graubraun bis schwärzlich gefärbt und zeigt an allen eine charakteristische Öhrchenbildung: der dünne häutige Rand der Scheide springt neben der Spreite an beiden Seiten öhrchenartig vor.

Im anatomischen Bau waren die Pflanzen nasser und trockener Standorte ziemlich gleich, nur waren die Wurzeln der Exemplare des feuchteren Standortes, wie die Stengel, kräftiger entwickelt. Sie haben das Aussehen echter Wasserwurzeln: die luftführende Rinde ist nach außen hin mit einer zwei- bis dreischichtigen oder bei den schwächeren Wurzeln nur einschichtigen Epidermis belegt. Die Schutzscheiden zeigen in der Verstärkung der inneren und (weniger der) radialen Zellwände kaum meßbare Unterschiede. Das Bündel ist mit 1—2 großen, zentralen Gefäßen versehen, um welche herum sich 6—7 Xylemstränge mit dem Leptom abwechselnd anordnen (36, S. 641; vgl. auch 6, S. 37).

Die Blütenstände des *J. tenagea* sind meist sehr reich verzweigt und gewöhnlich viel stärker ästig als bei der Krötenbinse; unverzweigte oder gar einblütige Exemplare sind bei dieser Art selten bis sehr selten. Die Verlängerung der Spirrenäste ist ziemlich wechselnd und sehr von den Standorten abhängig: auf nassem Moorboden beobachtete ich Blütenstände mit über 20 Spirrenästen und etwa 70 Blüten, während auf mäßig trockenem Sande nur wenige 1—2 blütige Spirrenäste vorhanden waren neben Pflanzen, die überhaupt nur eine Blüte besaßen (36, S. 641); letztere besonders auf abgeplaggten Heideflächen, wo sich die Art oft mit *Centunculus, Cicendia, Cyperus flavescens* etc. auf dem kahlen Boden ansiedelt (7, S. 415). Bei den einblütigen Exemplaren folgt auf das meist in der Mitte des Stengels stehende Laubblatt ein gestrecktes Internodium und der endständigen Blüte gehen noch 3 Hochblätter voraus; die beiden obersten sind sterile Vorblätter, in der Achsel des dritten findet sich das Rudiment eines Zweiges. Die Endblüte wendet wie alle folgenden Blüten einen äußeren Perigonteil dem unteren Hüllblatte zu. Entwickelt sich die Zweiganlage in der Achsel des drittletzten Hochblattes und schließt mit einer Endblüte ab, so wird dadurch der Stengel zweiblütig, die Seitenblüte besitzt dann 4 Vorblätter: das Grundblatt, das Zwischenblatt und die zwei eigentlichen Vorblätter der Blüte. Wird der Stengel dreiblütig, so rückt nicht selten das kleine Laubblatt als Deckblatt nach oben hinauf (7, S. 413). Unterhalb der untersten endständigen Blüten entspringen an kräftigen Exemplaren meist Äste in größerer Zahl, oft bis 5 oder mehr, davon sind gewöhnlich 2—3 kräftiger und wieder verzweigt, die übrigen unverzweigte Sicheln. Die Spirrenäste stehen meist gespreizt von einander ab, nur bei sehr dichtem Stande oder zwischen andern Kräutern sind sie aufgerichtet bis fast parallel nebeneinander stehend. An noch stärkeren Exemplaren vermehrt sich die Zahl der Zwischenblätter an den Zweigen erster Ordnung, die Verzweigung derselben wird rispig, die Sichelstellung tritt erst bei den schwächeren Zweigen ein. Buchenau fand bei ungewöhnlich großen Pflanzen, daß die Sichelstellung an den untersten Zweigen erst an den Achsen 5. Ordnung auftrat,

die 4 ersten Achsengenerationen verzweigten sich also fortdauernd nur spirrig. Die Vorblätter der Blüten sind breit eiförmig, an den Rändern häutig-durchscheinend; sie sind viel kürzer als die Blüten oder an den unteren Blüten mitunter etwas laubartig verlängert.

Die Blüten entwickeln sich von Juni bis August, vereinzelt noch bis zum Herbste, sie sind klein, meist nur etwa 2 mm lang, ihre eiförmig-lanzettlichen Perigonblätter fast gleich lang oder die inneren etwas kürzer, beide sind spitz und deutlich stachelspitzig, meist von brauner Farbe, an den Rändern häutig und mit einem grünen Mittelstreifen versehen, selten sind sie bleich und dann häufig die inneren erheblich kürzer als die äußeren (var. *intermedius* Gaud.). Im Fruchtzustande sind die Perigonblätter so lang oder etwas länger als die Kapsel. Während der Blütezeit sind Pulse (vgl. S. 92) nicht zu bemerken (22, S. 397). Der Griffel ist sehr kurz, die Narbenschenkel werden nicht vorgestreckt, wie bei *J. bufonius*, sondern sind zu einem Knäuel zusammengerollt oder etwas widderhornförmig abwärts gewunden, sie sind blaß gelblichweiß mit glashellen Papillen (1, S. 552). Der Beginn der Blütezeit liegt etwas später wie bei *J. bufonius*; entweder gegen 6 Uhr oder auch erst zwischen 8 und 9 öffnet sich das Perigon, meist spreizen die Perigonblätter nicht so weit, daß sie sternförmig ausgebreitet erscheinen, obwohl man auch dies hie und da beobachten kann, sondern die meisten bleiben nur kelchglas- bis turbanförmig. Die inneren Perigonblätter legen sich dabei mehr zurück als die stets noch etwas aufrechten äußeren. Die linealisch-ovalen Staubbeutel, die etwa so lang wie die Staubfäden sind, springen meist einige Stunden nach dem Beginnen der Blütezeit auf, so daß also das weibliche Stadium etwas ausgeprägter ist als bei *J. bufonius*, sie öffnen sich meist um 9 Uhr, manchmal auch erst etwa von 11 Uhr an. Um 1 Uhr beginnt gewöhnlich (hie und da schon um 11 Uhr) die rückläufige Bewegung der Perigonblätter, sie richten sich allmählich wieder auf und um 3 Uhr sind alle Blüten wieder völlig geschlossen. Die verhältnismäßig kurzen Perigonblätter schließen dabei nicht wieder über den Narben zusammen, diese bleiben sichtbar, vertrocknen aber noch am selben Tage. Echte kleistogame Blüten wurden bei dieser Art nicht gefunden, wohl aber vermutet Buchenau, daß gelegentlich chasmantherische Kleistogamie vorkommt. Eine Minderzahl der Staubblätter ist bei den allerdings seltenen einblütigen Exemplaren auch hier beobachtet worden, und ebenso wie bei *J. bufonius* dimere Blüten.

Die Frucht (Fig. 59, 6) ist kugelförmig bis dreieckig-eiförmig, auch im Querschnitte rundlich, von grünlicher bis kastanienbrauner Farbe, deutlich dreifächerig. Die Samen sind klein, nur 0,35—0,4 mm lang, gelblich-glasig, an der Spitze rotbraun gefärbt. Sie zeigen keine Schleimbildung wie die von *J. bufonius*.

J. sphaerocarpus Nees hat bezüglich seiner systematischen Stellung zu vielen Erörterungen Veranlassung gegeben. In der Tracht ist die Art dem *J. tenagea* ganz außerordentlich ähnlich, so daß beide leicht miteinander verwechselt werden können. Es kann daher auch nicht Wunder nehmen, wenn sie von manchen Schriftstellern vereinigt worden sind, bezw. wenn *J. sphaerocarpus* nur als Form der *J. tenagea* betrachtet worden ist. Schur deutete[1]) *J. sphaerocarpus* bald als Bastard von *J. bufonius* mit *J. tenagea*, eine Annahme, die durch die gleich zu erwähnenden Beziehungen zu *J. bufonius* veranlaßt ist, bald als var. *filiformis* des letzteren. Haussknecht[2]) beobachtete als erster bei Weimar unter *J. bufonius* und *J. sphaerocarpus* Zwischenformen, die er naturgemäß als Bastarde beider ansprach. Buchenau führt sie zwar (19, S. 180; 23, S. 108) als eigene

[1]) Enumerat. Florae Transsilv. 1866. S. 687.

[2]) Botan. Zeitung, Bd. 29. 1871. S. 802. Vgl. auch Mitteil. Thüring. Botan. Verein. N. F. 2 Bd. S. 52.

Art auf, bemerkt aber noch am letzteren Orte: „nach meiner Überzeugung entsteht sie noch jetzt unter bestimmten physikalischen Verhältnissen aus Samen von *J. bufonius.* Planmäßige Züchtungsversuche wären sehr wünschenswert. Mit *J. tenagea* hat *J. sphaerocarpus* wenig gemeinsames." Ascherson und ich haben uns (3, S. 425) gegen die Anschauungen Buchenaus ausgesprochen, denn es erscheint ganz undenkbar, daß unter den verschiedensten klimatischen Verhältnissen, unter denen *J. sphaerocarpus* ein ständiger Bürger der Flora ist, eine so konstant in allen Teilen abweichende Pflanze stets wieder sich aus einer andern bilden kann. Ich halte *J. sphaerocarpus* unter allen Umständen für eine Pflanze von monophyletischem Ursprunge, daher für eine gute, von beiden ähnlichen Arten geschiedene Form und die Haussknecht'schen Zwischenformen für Bastarde. Von den hierher gehörigen Arten weicht er durch die von der Frucht abstehenden Perigonblätter, von *J. tenagea* durch das Fehlen der Öhrchen an den Blattscheiden, die weißlich-häutigen Perigonblätter und die gestreckten Narben ab, die letzteren Merkmale hat er mit *J. bufonius* gemeinsam.

Als Standort kommt für *J. sphaerocarpus* feuchter, kahler Boden in Betracht, er findet sich an Ufern, an überschwemmt gewesenen Stellen; nach Haussknecht (a. a. O) liebt er in Thüringen besonders feuchte Äcker und Gräben, an letzteren tritt er namentlich dann oft in Menge auf, wenn sie im vergangenen Jahre frisch aufgeworfen waren. Oft erscheint er plötzlich in einem Jahre massenhaft, öfter mit *J. bufonius* gemischt, alles überziehend, um bei beginnender Begrasung der Standorte bald wieder zu verschwinden. — In Mitteleuropa ist *J. sphaerocarpus* meist selten, verbreiteter ist er fast nur in Niederösterreich im Gebiete der Pannonischen Flora; im norddeutschen Flachlande fehlt er und erreicht in Thüringen und Böhmen die Nordgrenze seiner Verbreitung überhaupt. Außerhalb Mitteleuropas ist er auf der Iberischen Halbinsel, im mediterranen Süd-Frankreich und in Süd-Rußland beobachtet worden, außerhalb Europas in Nord-Afrika und durch das ganze gemäßigte Asien von Kleinasien und Syrien bis zur Mongolei.

In seinem morphologischen und anatomischen Verhalten schließt sich *J. sphaerocarpus* dem verwandten *J. bufonius* an, in der Tracht, wie bemerkt, dem *J. tenagea.* Die Stengel sind meist zahlreicher entwickelt als bei dieser Art, sie sind schlaffer und meist auch stärker verzweigt, meist 5—20 cm hoch. Infolge der Schlaffheit legen sich die Stengel öfter später, im Fruchtzustande. zu Boden. Die Blätter besitzen eine dünne Spreite und eine denen von *J. bufonius* ähnliche Scheide, die indessen oben oft stärker abgestutzt erscheint: an den unteren Blättern ist sie meist gelbbraun bis rötlichbraun gefärbt. Der Blütenstand ist meist sehr ästig, die zahlreichen Spirrenäste stehen meist aufrecht ab. Die Blüten tragen am Grunde lanzettliche spitze, oft fast ganz häutige Hochblätter, sind meist etwa 3—4 mm lang, also kleiner als beim Typus von *J. bufonius*, aber größer als bei *J. tenagea*; sie entwickeln sich vom Juni bis zum Herbst. Ihre linealisch-lanzettlichen Perigonblätter sind weißlich-häutig, von einem grünen Mittelstreifen durchzogen, die äußeren überragen die inneren, sind aber auch unter sich oft ungleich lang; sie sind viel länger als die Kapsel und stehen an der Frucht spreizend ab. Während der Blütezeit spreizen die Narben wie bei *J. bufonius*; wie bei *J. tenagea* sind kleistogame Blüten nicht bekannt. Die Kapsel ist kugelig wie die von *J. tenagea*, klein, aber im Querschnitt etwas 3kantig; die rotbraunen Samen sind kleiner als die von *J. bufonius.*

5. Juncus trifidus L. Dreispaltige Binse.

Diese als Gamsburst oder auch Gamsbart vom Volke bezeichnete außerordentlich charakteristische, ausdauernde Art (Fig. 60) bewohnt nur die höheren

Gebirge des Gebietes. Sie lebt mit Vorliebe auf Geröllhalden, in Felsritzen, seltener an grasigen Plätzen, wo sie sich mit anderen grasähnlichen Monokotylen mischt. Meist ist sie an den Fundorten gesellig vorhanden, aber ihre Rasen sind voneinander getrennt; schließt sich die Bodendecke, dann geht sie meist zugrunde, nur mit schwachwüchsigen Pflanzen, wie mit *Nardus stricta* etc., bleibt sie dauernd vergesellschaftet. Sie bildet an den feuchten oder trockeneren Standorten meist dichte bis polsterförmige Rasen, die jedem Bergsteiger wohl bekannt sind, da sie durch die Dichtigkeit außerordentlich glatt sind und den Wanderer auf der schrägen Ebene oder an den schmalen Gebirgsbändern leicht zu Fall bringen. Von weitem sind die Standorte durch die eigenartige freudig grüne Farbe kenntlich, die durch die braune Farbe der abgestorbenen Blattspitzen einen deutlichen Stich ins Gelbbraune erhält. Sehr oft kann man an alten Pflanzen die Bildung von Hexenringen beobachten, eigenartige, ringförmige Rasen, die in der Mitte stets weiter aussterben und nur an der Peripherie weiterwachsen, dadurch den Ring immer vergrößernd (23, S. 11).

Die Art scheint außerordentlich befähigt, sich gewissen klimatischen und Standortseigentümlichkeiten anzupassen. Zunächst findet sie sich schon auf kalkarmen Substraten, also in den Granitgebirgen, in einer anderen Form als man sie vorzugsweise auf dem Kalk beobachtet. Ascherson und ich haben (3, S. 427) beide Formen als Unterarten aufgefaßt, Buchenau hat sie (23, S. 110) zu Varietäten degradiert; jedenfalls haben sie sicher, da sie auch nach Buchenau eine eigene geo-



Fig. 60. *Juncus trifidus.*

1. Tracht von J. eutrifidus, 2. von J. monanthos, 1:1. 3. zerschlitztes Öhrchen eines Blattes, 10:1 4. Blattquerschnitt, 40:1. 5. Schema des Blütenstandes. 6. Blütendiagramm. 7. Staubblatt. 8. Pistill von J. eutrifidus, 9. von J. monanthos. 10. Frucht vergr. (2, 7—10 nach Reichenbach, 3—6 nach Buchenau, 1 Orig.)

graphische Bedeutung besitzen, einen hohen Grad von systematischer Selbstständigkeit. *J. eu-trifidus* A. u. G. (var. *vaginatus* Neilr.), bei dem die unteren Blätter auf die Scheide beschränkt und die Hüllblätter der Spirre am Ende des Stengels genähert sind, ist die am weitesten verbreitete Form. Sie ist es vorwiegend, die die vorher beschriebenen dichten Rasen bildet, sie ist im ganzen Zuge der Alpen auf den kalkarmen Substraten von den Seealpen bis nach Niederösterreich, Steiermark und Krain zu finden und bewohnt auch die Sudeten und den Böhmerwald. In den südschweizerischen Alpen steigt sie von 1700—3100 m, in Tirol lebt sie nur in den Höhen zwischen 1250 und 2500 m (3, S. 427). Außerhalb des Gebietes ist diese Unterart im ganzen nördlichen Europa, den südlicheren Gebirgen, auf den Pyrenäen, auf der Iberischen Halbinsel, auf den Apenninen, den Gebirgen der Balkanhalbinsel, im Banat, in den Karpathen von der Tatra bis nach Siebenbürgen heimisch, außerhalb Europas in Mittelasien (jedoch nicht bis China und bis Himalaya) und in Nordamerika, dort von Grönland über Labrador und Neufundland bis zu den Gebirgen von New-York (23, S. 110). — Auch die typische Unterart zeigt nach den Standorten noch deutliche Abänderungen, so ist bemerkenswert die var. *uniflorus* Tausch mit nur einblütigen Spirren, als Kümmerform an sehr trockenen oder an sehr kalten Standorten. Noch auffälliger ist var. *curvatus* A. u. G., bei der die Stengel und Blätter sichelförmig gekrümmt sind, im hohen Norden und in der Nähe der Gletscher, wohl als Einwirkung dauernder Kälte und Feuchtigkeit.

Die zweite, kalkbewohnende Unterart *J. monanthus* Jacq. (var. *foliosus* Neilr.) ist meist zierlicher, hat an den unteren Blättern eine bis 10 cm lange Spreite und beblätterte Stengel mit entfernten Blättern, von denen nur 1 oder 2 als Hüllblätter unter der Spirre stehen. Sie hat nur eine verhältnismäßig beschränkte Verbreitung, im Gebiete ist sie auf die östlichen Alpen, westlich bis zur östlichen Schweiz beschränkt, östlich geht sie bis zur Herzegovina und Montenegro, außerdem ist sie nur noch auf den Apenninen zu finden. Bei dieser Unterart ist die einblütige Form besonders häufig.

Die Wurzeln sind sehr starr und fest, dabei verhältnismäßig dünn. Sie sind reichlich verzweigt und hin und her gebogen, letzteres oft in sehr eigentümlicher Weise mit kurzen Biegungen. Hierdurch wird für eine starke Befestigung der Pflanzen im Boden gesorgt. Das zentrale Gefäßbündel zeichnet sich durch starke, mechanische Festigkeit aus; die ziemlich großen Gefäße sind in die verstärkten Zellen eingelagert, die den ganzen Zentralzylinder fest verbinden; die Schutzscheide tritt wenig hervor; das umgebende Rindenparenchym fällt bald zusammen und legt sich dem Zentralzylinder an.

Die Grundachsen sind kurz kriechend, mit äußerst verkürzten Stengelgliedern, ihre Wachstumsrichtung ist je nach den Bodenverhältnissen verschieden. Auf mineralischem Boden mit unveränderter Oberfläche, ebenso wie auf kahlem Humusboden kriechen sie wagerecht; je stärker aber das Wachstum des Bodens durch Aufschüttung von Gesteinsresten oder durch starke Humusbildung erfolgt, desto mehr richten sie sich bis fast senkrecht auf. Durch die Kürze der Stengelglieder sind die aufrechten Stengel meist dicht gedrängt. Das allen Arten mit kriechender Grundachse eigene Sympodium kommt bei dieser Art dadurch zustande, daß der Erneuerungssproß aus der Achsel des 2. oder des 4. Niederblattes entspringt. Die Niederblätter stehen 2zeilig. Das auf den Erneuerungssproß folgende Niederblatt, also hier das 3. oder das 5., steht als unterstes an dem sich jetzt aufrichtenden Stengel. Der Erneuerungssproß ist zu seiner Abstammungsachse antidrom, das Sympodium ist also wie bei den übrigen Arten wickelartig verzweigt. Das eben erwähnte unterste Niederblatt jedes aufrechten Stengels wird etwas aus der $^1/_2$-Stellung gedrängt und zwar bei den aufeinander

folgenden Sproßgenerationen abwechselnd rechts und links, in seiner Achsel steht dann der hauptsächlichste Ergänzungs- bezw. Vermehrungssproß und hier entsteht auch die erste kräftige Seitenwurzel. Die reichliche Entwickelung dieser Ergänzungssprosse, die gleichfalls homodrom stehen, bedingt den dicht rasigen Wuchs der Pflanze.

Anatomisch zeichnet sich die Grundachse wie auch die Wurzeln durch große Dichtigkeit aus. Sie ist starr und mechanisch sehr fest. Das unter der Epidermis liegende Rindengewebe ist auffällig dicht, die Interzellularräume klein, das Parenchym stark mit Stärke gefüllt. Der den Gefäßbündelzylinder umschließende Endodermisring ist kräftig entwickelt, die tangential breiteren Zellen sind stark U-förmig verdickt mit dünnerer Außenwand. Das die Gefäßbündel umschließende Mark ist ebenso wie das Rindengewebe arm an Luftgängen und führt reichlich Stärke. Der anatomische Bau dieser Art erinnert lebhaft an den anderer Heidepflanzen, namentlich von Rohhumusbewohnern, eine Anpassung an die humosen Standorte.

Der Stengel ist meist starr aufrecht, er bleibt stets dünn, meist 0,4 bis 1 mm, und ist stielrundlich, meist erreicht er eine Höhe von 8—25 cm, seltener wird er, namentlich an geschützten Stellen, bis zu 40 cm lang, ist dann entsprechend schlaffer. Da er in seinem ganzen Verlauf bis zum Blütenstande meist unbeblättert bleibt (vgl. indessen Unterart *J. monanthos*), ist er stets unverzweigt, am Grunde, durch ganz gestauchte Stengelglieder getrennt, trägt er Niederblätter und mitunter auch Laubblätter. — Anatomisch ist der Stengel von dem der übrigen Arten wesentlich verschieden, da die subepidermalen Sklerenchymbündel mit den die Gefäßbündel umgebenden Belägen in direktem Zusammenhange stehen, während bei den übrigen Arten, soweit überhaupt subepidermale, mechanische Gewebe vorhanden sind, zwischen ihnen und den Gefäßbündeln sich stets deutliches Rindengewebe einschiebt. Durch ihren eigenartigen Bau erhalten die Stengel von *J. trifidus* ihre große Festigkeit, namentlich Biegungsfestigkeit, die die erwähnte Glätte der Polster mit zustande bringt. (Vgl. auch 6, S. 38).

Die Blätter sind einigermaßen wechselnd gestaltet. Die am Grunde des Stengels stehenden, schuppenartigen Niederblätter sind sehr derb und spröde, glänzend, von gelbbrauner bis kastanien- oder graubrauner Farbe. Bei der typischen Unterart *J. eutrifidus* gehen sie allmählich über in meist 2,5—4 cm lange, gelbliche bis hellbräunliche, ziemlich matt glänzende Scheiden, die keine oder zu einer Stachelspitze verkümmerte Spreiten tragen, selten wird hier die Spreite bis einige Millimeter lang. Bei der Unterart *J. monanthos* indessen ist die Scheide der Grundblätter meist stark glänzend, gelbbraun bis braun und an den oberen grundständigen trägt sie oben eine borstliche, bis 10 cm lange Spreite (Fig. 60, 2), bei ihr ist auch der Stengel mit einigen Blättern besetzt, dafür findet sich aber, wie schon oben bemerkt, bei ihr nur 1 (oder 2) Hüllblatt des Blütenstandes, während bei der typischen Unterart meist die 3 (seltener 4, 1 oder 2) verlängerten laubblattartigen Hüllblätter vorhanden sind, die der Art den Namen gegeben haben. Diese sind mitunter bis zu 10 cm lang und länger, bei *J. monanthos* meist nur wenige Centimeter lang. Die Nebenblattöhrchen stehen bei *J. trifidus* der Blattspreite gegenüber und sind in sehr eigentümlicher Weise zerschlitzt (Fig. 60, 3), mit ungleichlangen Zipfeln, die in ihrer Entstehung und im Bau eine gewisse Ähnlichkeit mit den bei der Gattung *Luzula* zu beschreibenden und abzubildenden Randhaaren haben.

Der anatomische Bau des Blattes (6, S. 39) zeigt im Querschnitt (Fig. 60, 4) eine Ähnlichkeit mit den Blättern der einjährigen Arten, nur fehlen zunächst die unmittelbar unter der Epidermis an den Rändern liegenden randständigen Sklerenchymbündel. Es sind einige, meist 3 größere Gefäßbündel, vorhanden, von denen die beiden seitlichen sich mit ihren starken Sklerenchymbelegen an die oberseitige Epidermis direkt an-

legen, das mittlere, den bei weitem größten Teil des Leitungsgewebes führende Bündel liegt dagegen in das Markparenchym eingebettet, welches sich unter dem oberseitigen Epithel der Rinde befindet. Zwischen den Bündeln sind noch einige verschieden große, z. T. rein mechanische, kleinere Bündel verstreut, außerhalb der äußeren noch je eins, welches Leitungsgewebe enthält oder nicht. Durch das z. T. 2reihig ausgebildete, oberseitige Epithel (vgl. S. 96), welches als Wasserspeichergewebe fungiert, sind die Blätter imstande, sich mehr oder weniger stark zusammenzufalten, wenn Wassermangel eintritt; durch erneute Wasseraufnahme wird es auseinandergedrückt, und das Blatt kann flach rinnenförmig werden. Buchenau betont schon (23, S. 16 etc.), daß dieses Mittel zur Herabsetzung der Transpiration lange nicht so gut ausgebildet erscheint, als bei den Gräsern u. s. w.; es scheint als ob die Blätter der verschiedenen Standorte und verschiedenen Alters verschieden befähigt wären, die Bewegung auszuführen. An ganz freien, trockenen Lagen findet man die Blätter oft fast ganz borstlich zusammengefaltet, an etwas schattigen, feuchten Lagen (unter Knieholz u. ä.) dagegen fast flach. Diese letzteren erscheinen wenig bewegungsfähig, in sehr trockenen Zeiten sieht man sie zwar sich etwas falten, aber zugleich oft sich spiralig um ihre Längsachse aufdrehen, dabei beginnen die Spitzen aber schon einzutrocknen. Auch die Pflanzen in der Kultur der Ebene zeigten ein geringes Faltungsvermögen, besonders wenig junge, noch weiche Blätter. Vielleicht ist die Fähigkeit der Verdunstungsregulierung durch die Gestaltung des Gewebes der großen „blasenförmigen“ Zellen in der für die betreffenden Feuchtigkeitsverhältnisse passenden Form für die Pflanze wichtig, so daß das Wassergewebe an trockenen Orten sich stark, an feuchten flach gebogen ausbildet, nachher aber eine von diesen als einmal gewonnene Form nur geringe Bewegungen zuläßt. — Wie beim Stengel ist die Kutikula ziemlich stark entwickelt.

Der Blütenstand ist armblütig, bei der typischen Unterart sind die Blüten meist zu mehreren vorhanden, selten an trockenen und besonders kalten Orten nur eine endständige Blüte (var. *uniflorus* Tausch); dagegen ist das Vorhandensein nur einer endständigen Blüte bei der danach benannten Unterart *J. monanthos* die Regel, seltener sind 2—3 Blüten. Der mehrblütige Blütenstand stellt eine echte Traube mit Endblüte dar (Fig. 60, 5). Bei den im Blütenstande genäherten Hüllblättern steht die Blattspreite den Öhrchen der Scheide gegenüber, so daß der Stengel sich zwischen ihnen befindet, dadurch werden die Öhrchen leicht für ein zweispitziges Vorblatt oder überhaupt für ein selbständiges Blatt gehalten. In den Achseln dieser laubartigen Hüllblätter stehen nun die Seitenblüten, sie haben zuerst ein Grundblatt, dann oberhalb eines gestreckten Stengelgliedes die beiden lanzettlichen Vorblätter dicht unterhalb der Blüte. Das untere Hüllblatt und damit auch das unpaare äußere Perigonblatt fallen nach außen (umgekehrt wie bei *J. squarrosus*). Ein Zwischenblatt ist nicht vorhanden, daher fehlt auch jede andere Verzweigung wie die traubige. Der Endblüte gehen gleichfalls 2 Hochblätter voraus, das unterste derselben hat oft noch eine laubartige Spitze und eine umfassende Scheide mit Öhrchen, das obere ist ein echtes Hochblatt mit kleiner, fadenförmiger Spitze und breiten Seitenöhrchen von fast derselben Länge, die aber nicht der Spitze gegenüber, sondern neben ihr stehen (7, S. 416). Die Stellung der Blüten ist einigermaßen wechselnd: an offenen, exponierten Orten sind sie alle dicht zusammengedrängt, fast köpfchenartig oder doldig gestellt, dann sind auch die großen Hüllblätter nur durch ganz kurze, kaum sichtbare Stengelglieder getrennt; öfter aber sind die letzteren verlängert, dann erscheinen die Blüten dadurch auseinandergezogen, so besonders an üppigen, feuchten und geschützten Orten.

Die Blüten selbst sind nur etwa 3,2 mm lang, meistens gestielt, oder die obersten sitzend (var. *fastigiatus* Tausch); nicht selten jedoch finden sich auch Formen, bei denen alle Blüten ganz oder fast ganz sitzen (var. *sessili-*

florus Tausch). Wenn sich sitzende Blüten mit den ganz genäherten Hüllblättern in einem Blütenstande vereinigen, wird dieser fast kopfförmig dicht. — Die Perigonblätter sind entweder gleichlang oder die äußeren etwas länger, sie sind von lanzettlicher Form, spitz, dabei ziemlich dünn, häutig, von kastanienbrauner Farbe, oft von einem grünen Mittelstreifen durchzogen, der Hautrand ist an den äußeren schmäler. Die Staubblätter scheinen stets zu 6 vorhanden zu sein, sie besitzen linealische Antheren, die etwa doppelt so lang als die Staubfäden sind. Der Griffel ist verlängert und trägt linealische, rückwärtsgebogene, grünlichweiße Narben. — Die Blütezeit dauert gewöhnlich vom Juli bis zum Herbst, bei der kalkbewohnenden Form ist sie meist im August beendet.

J. trifidus ist ausgezeichnet protogynisch. Das weibliche Stadium dauert in der Regel 2 Tage, mitunter wohl noch länger; die etwa 3,3 mm langen Narben ragen während dieser Zeit völlig aus dem Perigon heraus, dabei bleiben die Perigonblätter angedrückt. Die Narben sind dann mit langen, dicht gestellten Papillen besetzt. Erst nach der angegebenen Zeit öffnet sich das Perigon und breitet sich sternförmig aus und es beginnen einige Staubbeutel sich zu öffnen. Dadurch tritt ein Zwitterstadium ein, welches gleichfalls etwa 2 Tage dauert, dann beginnen die Narben sich aufzurichten und zu vertrocknen. Zu dieser Zeit sind noch nicht alle Antheren geöffnet, während nun auch diese letzteren noch sich erschließen, trocknen die Narben weiter ein und sobald sie ganz vertrocknet sind, schließt sich das Perigon wieder (22, S. 398). Nach Lidforss (**112**, S. 270) ist der Pollen schlecht ausgebildet und resistent gegen Nässe. — Die Aufblühfolge ist nach Buchenau wahrscheinlich so, daß sich zuerst die Endblüte öffnet, und dann die Seitenblüten in akropetaler Folge aufblühen.

Die Kapsel verlängert sich nach der Blüte bald, nimmt eine eiförmige Gestalt an und überragt schließlich die Perigonblätter (Fig. 60, 10). Sie ist schwach dreiseitig und mit einer etwas langen Spitze versehen, bei *J. eutrifidus* ist sie mehr oder weniger plötzlich zugespitzt, öfter fast gestutzt, so daß die Spitze als aufgesetzte Stachelspitze erscheint, bei *J. monanthos* ist sie dagegen ziemlich allmählich zugespitzt. Ihre Farbe ist hell kastanienbraun, glänzend. Die Samen sind groß, bei der letztgenannten Unterart größer als beim Typus.

6. Juncus squarrosus L. Sperrige Binse.

Diese Art ist von so eigenartiger Tracht, daß sie von Laien und Anfängern oft nicht für eine Binse gehalten wird. Sie besitzt rinnige Blätter, bekommt aber durch die kurzen Hüllblätter des Blütenstandes, die außer dem untersten alle häutig sind, und durch die großen Früchte, ebenso wie durch die rosettenartig gestellten, gedrängten Blätter ein sehr abweichendes Aussehen.

J. squarrosus erreicht bei uns die Südgrenze seiner Verbreitung, und da er in seinen Ansprüchen einigermaßen wählerisch ist, fehlt er auf weite Strecken. Im norddeutschen Flachlande ist er ziemlich verbreitet, besonders in den Heidegebieten des Nordwestens und der Lausitz nirgend selten, findet sich auch auf den Nordseeinseln. In Mittel- und Süddeutschland ist die Art zerstreut bis selten, hier findet sie sich vorzugsweise in Gebirgslagen; in den Alpen ist sie nur an wenigen Punkten der westlichen Hälfte beobachtet worden, so an einigen Orten in der Schweiz und in den Bergamasker Alpen. Auch in Oberbayern ist *J. squarrosus* sehr selten, im württembergischen Oberschwaben fehlt er ganz, ebenso im adriatischen Küstengebiete und den Hinterländern. — Außerhalb des Gebietes ist die Art im ganzen mittleren und nördlichen Europa verbreitet, aber nur außerhalb der arktischen Zonen; nach Süden dringt sie bis zu den Gebirgen der Iberischen Halbinsel vor. In Italien und auf der Balkanhalbinsel fehlt sie, in Ungarn ist sie wohl nur im Comitat Arva sicher, alle übrigen Angaben sind zweifelhaft oder falsch. In Rußland ist sie bis zum Altai und zum

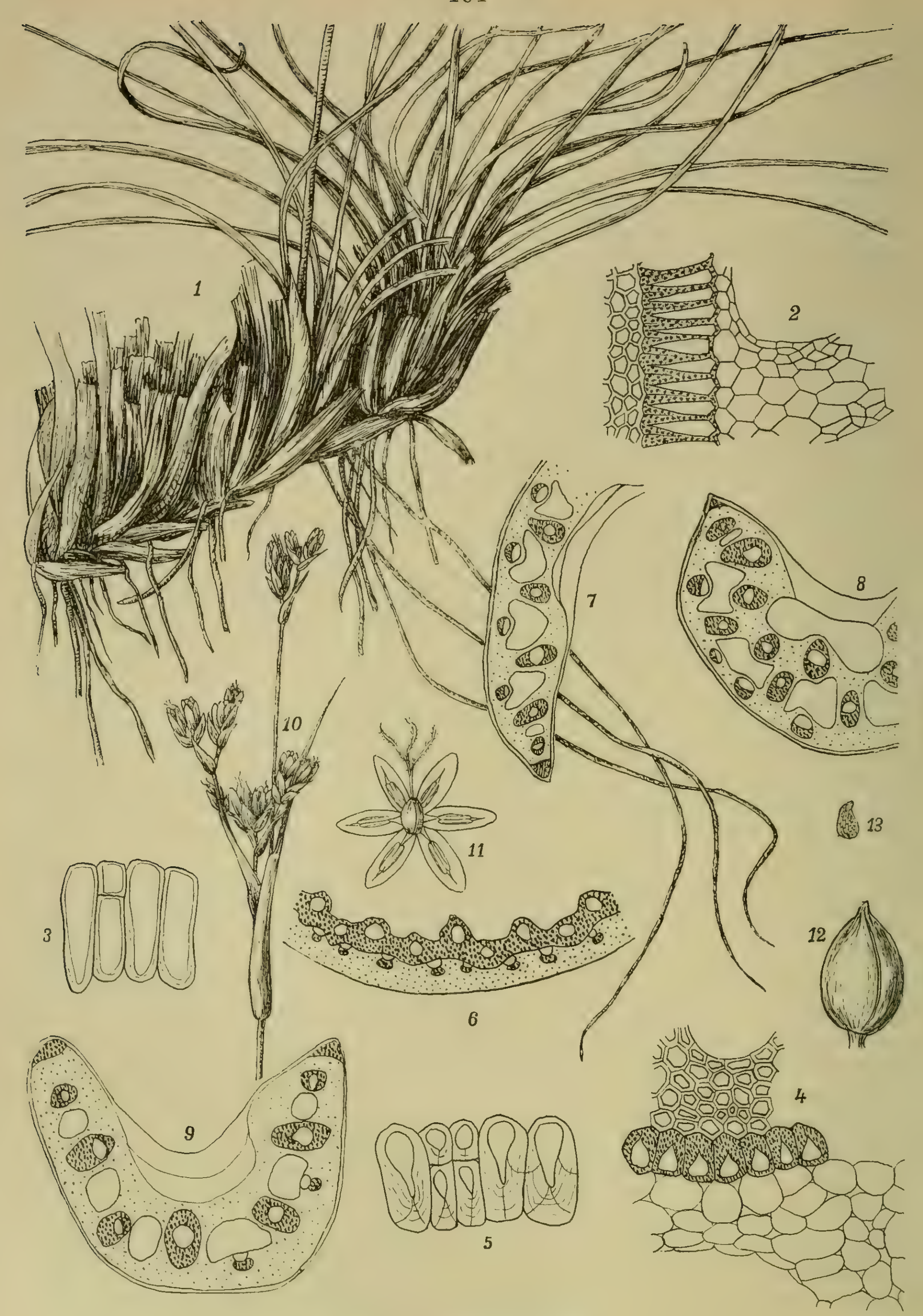


Fig. 61. *Juncus squarrosus.*

1. Ältere Grundachse, 1:1. 2. Teil eines Wurzelquerschnittes von nassem Standorte, 550:1. 3. Schutzscheidenzellen aus Fig. 2, 1000:1. 4. wie Fig. 2, aber von trockenem Standorte, 550:1. 5. Schutzscheidenzellen aus Fig. 4, 1000:1. 6. Teil eines Stengelquerschnittes, 55:1. 7. Blattquerschnitt von nassem, 8. von schattigem, 9. von trockenem Standort, 55:1. 10. Blütenstand, 1:1. 11. Blüte, vergr. 12. Frucht, vergr. 13. Samen, vergr. (1 Orig., 2—5 u. 7—9 nach Graebner, 6 nach Buchenau, 10—13 nach Reichenbach.)

Baikalsee verbreitet, auch findet sie sich noch im südlichen Grönland. — Die Hauptstandorte der Art sind feuchte Heidestellen und zwar sowohl auf Sandboden als auf Torf. In feuchten Heiden zwischen *Erica tetralix* u. s. w. spielt sie oft eine große Rolle, indem sie dort Bestände bildet, die der ganzen Formation ihre charakteristische braungrüne Farbe aufdrücken. In ähnlicher Weise findet sie sich auf Heide- oder Hochmooren, auf sandigem Moorboden oder auch an feuchten, dann meist sandigen Waldstellen. Sehr häufig sieht man sie ähnlich wie es auch andere Gattungsgenossen tun, die Fahr- und Fußwege begleiten, diese mitunter ganz bedeckend. Auch sie erzeugt dichte, glatte Polster. An günstigen Standorten bildet sie Hexenringe, die bei dieser Art mitunter bis zu 1,5 m Durchmesser erreichen (23, S. 111).

Die Wurzeln des *J. squarrosus* sind verhältnismäßig dick und derb, sie sind ziemlich stark verlängert und vermittelst zahlreicher Wurzelhaare, die die ganze Oberfläche der Wurzelrinde bedecken, sehr fest im Boden verankert, so daß es meist sehr schwierig ist, bei der großen mechanischen Festigkeit des Zentralzylinders eine Pflanze aus dem Boden zu reißen. Die ganze Wurzel erscheint besonders an feuchteren Standorten mit einem dichtem Filz von Wurzelhaaren bedeckt (Fig. 62), der an trockenen, sandigen Standorten meist kürzer und lichter wird. Außen sind die Wurzeln von einem 3schichtigen Parenchym umgeben, dem sich nach innen der große luftführende Teil des Rindengewebes anschließt. Die Größe der Luftgänge und der Bau der Maschen zwischen ihnen ist je nach dem Standorte abändernd, auf nassen Flächen sind die Luftgänge meist erheblich größer und die Maschen zwischen ihnen fallen bald zu membranösen Wänden zusammen, während an trockneren Orten die die Maschen bildenden Zellreihen lange erhalten bleiben. Die den Zentralstrang umgebende Schutzscheide besteht an trockenen Orten aus sehr dicken, kurz U-förmigen Zellen, an feuchten Stellen verlängern sich die letzteren sehr stark in radialer Richtung und die Verdickungsleiste wird dünner, sie verliert die deutliche Schichtung, die sie besaß (Fig. 61, 2—5). Auch die Zellen des Zentralstranges, der sonst keine Besonderheiten aufweist, sind an feuchten Orten ganz erheblich viel dünnwandiger; vgl. die Fig. (36, S. 641).

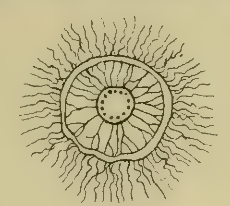


Fig. 62.
Juncus squarrosus.
Wurzelquerschnitt mit zahlreichen Wurzelhaaren, 10: 1.
(Nach Buchenau.)

Die Grundachse kriecht kurz und bildet dadurch die sehr festen und dichten Rasen. Die zahlreichen starren Blätter eines Rasens gehören nicht einer und derselben Achse an, sondern stellen verschiedene dicht gedrängte Büschel dar. Diese Büschel werden durch ein kurzes, wagerechtes, oft mehrfach verzweigtes Rhizom, ein Sympodium, zusammengehalten, aus dem die ziemlich zahlreichen Nebenwurzeln hervorbrechen und dessen älteste Glieder ganz abgestorben sind (Fig. 61, 1). Die Blütenstengel früherer Jahre sind in dem alten, sich gleichfalls oft lange erhaltenden Blattbüschel oft noch lange zu finden. Auch die äußersten Blätter der Rosetten unter den diesjährigen Blütenständen sind oft schon ganz abgestorben. Nach Irmisch (39, S. 238) sind dies schon im vorigen Jahre herangewachsene Blätter dieser Rosetten, die den Winter hindurch stehen geblieben waren. Jeder Sproß beginnt mit einem Niederblatte, welches seitwärts von dem Mutterblatte des Sprosses angeordnet ist. Es ist meist über 1 bis etwa 1,5 cm lang, außer einigen feinen Nerven wird es von 2 stärkeren Nerven durchzogen, von denen der nach außen liegende stärker ist als der zwischen dem Sproß und der Mutterachse liegende. Irmisch beschreibt (a. a. O.) einen besonders charakteristischen Sproß etwa folgendermaßen: Er begann mit 4 abgestorbenen Laubblättern, in deren

Achseln weder Sprosse noch Knospen standen. Es folgten 2 ebenso beschaffene Laubblätter, in deren Achsel je ein ausgewachsener Sproß stand. Über den Mutterblättern der beiden Seitensprosse standen am Muttersprosse wieder 6 knospenlose, zum Teil im Absterben begriffene Blätter, dann folgten 4 ebensolche Blätter, in deren Achseln je ein Sproß stand. Nach diesen Sprossen folgten an der Mutterachse wieder 2 frische Laubblätter, die am Grunde den endständigen, den Schluß der Mutterachse bildenden Blütenstengel umgaben und in ihrer Achsel keine Knospen trugen. Sämtliche Stengelglieder der Hauptachse waren ganz kurz. An der Mutterachse finden sich also 2 Verzweigungszonen, die erste 2, die zweite 4 Seitensprosse abgebend.

Die Seitensprosse waren folgendermaßen beschaffen: Der erste Sproß begann mit einem Niederblatte, ihm folgten 3 an der Spitze bereits abgestorbene knospenlose Laubblätter, die 3 folgenden hatten in ihrer Achsel je einen mit lebenden Blättern besetzten Laubtrieb. Wie an der Mutterachse der ganzen Pflanze schloß der Trieb mit einem Blütenstengel ab, der am Grunde zwei knospenlose Laubblätter trug. Von den Seitensprossen letzter Ordnung trugen die untersten über dem Niederblatt (Vorblatt) noch 3, der obere nur 2 Laubblätter, die aber noch nicht völlig ausgewachsen waren. Der zweite Seitensproß der Hauptmutterachse verhielt sich ganz wie der eben beschriebene, nur waren seine Seitensprosse noch weniger weit entwickelt, der letzte von ihnen hatte nur erst ein kleines Laubblatt. Die 4 Seitensprosse der zweiten Verzweigungszone der Hauptmutterachse waren noch nicht bis zur Ausbildung eigener Verzweigungen ausgewachsen, der unterste von ihnen hatte nur 4, die beiden nächsten je 3, der letzte, also der 6. Sproß, hatte erst 2 Laubblätter getrieben. Der ganze Blätterbüschel der Pflanze (vgl. Fig. 61, 1), besaß also 3 Blütenstengel, von denen einer die Hauptachse, zwei die untersten Seitensprosse der Hauptachse beschlossen. Die Zahl der Laubblätter an den einzelnen Achsen schwankte ganz erheblich, selbst an den schon völlig abgeschlossenen; der Hauptmuttersproß besaß deren 18, die beiden unteren in Blütenstengel endigenden Seitensprosse je 8, die Seitensprosse letzter Ordnung des untersten von ihnen hatten zusammen 15. Die Summe aller vorhandenen Laubblätter, die noch oder schon sichtbar waren, betrug 61. Alle Achselsprosse waren homodrom, ihr Vorblatt stand bei allen rechts vor dem Mutterblatte. — Eine andere genau beschriebene Pflanze verhielt sich fast ganz ebenso, und von mir untersuchte Exemplare zeigten fast stets ähnliche Verhältnisse; an schwächeren Exemplaren schien die unterste Sproßzone auszufallen und die Zahl der oberen Seitensprosse wurde reduziert.

Irmisch untersuchte nun die Herkunft der verlängerten Haupt- oder Mutterachse des ganzen Verzweigungssystems und fand, daß sie aus der Achsel der unterhalb der 2 knospenlosen Laubblätter am Grunde des Blütenstengels stehenden knospen- bezw. sproßtragenden Laubblätter hervorging. Er fand solche Seitensprosse (39, S. 241) unterhalb des abgestorbenen vorjährigen Blütenstandes, die bereits 10—12 Laubblätter entwickelt, aber noch keine Seitensprosse und auch keine Blütenstengel erzeugt hatten. Sie standen bis zu 3 am Grunde eines Blütenstandes. Alle 3 waren homodrom, ihr Vorblatt stand stets links vom Mutterblatte. Die oberen Seitensprosse einer verlängerten Hauptachse dienen danach vorzugsweise der Verjüngung, werden also wieder zu verlängerten Hauptachsen, während die unteren oft schon in demselben Jahre mit der Hauptachse, ihrer Mutterachse, zum Blühen gelangen. Ihre Achselsprosse sind es dann, die den nächsten Winter überdauern. Die oberen verlängerten, wieder zur Hauptachse auswachsenden Seitenachsen treiben regelmäßig erst eine größere Zahl von Blättern, gegen 10, ohne Knospen, ehe solche Blätter ausgebildet werden, in deren Achseln wieder Seitensprosse auftreten. — Hie und da kommen auch Fälle vor, in denen

neben dem vorjährigen Blütenstengel in diesem Jahre nur nichtblühende Sprosse zur Entwickelung gelangen, an denen man oft 10 bis 12 Laubblätter findet. Diese Grundachsen bilden nur Laubblätter und wahrscheinlich erst im nächsten Jahre einen Blütenstengel. Daher sieht man an Standorten, an denen sich die Pflanze zu vielen Hunderten findet, öfter nur sehr wenig Blütenstände, in anderen Jahren an denselben Orten ganz ausnehmend viele blühende Pflanzen, sodaß der Bestand durch die Farbe der Blütenstände weithin sichtbar wird. Außer der eigenartigen Verzweigung ist *J. squarrosus* noch durch das entschiedene Überwiegen der Laubblätter ausgezeichnet; bei keiner Art sind die Niederblätter so schwach und in so geringer Zahl ausgebildet. In bezug auf die Verzweigung ist *J. squarrosus* dadurch eigentümlich, daß keiner der Seitensprosse so entschieden als geförderter Hauptsproß auftritt, wie bei den übrigen ausdauernden Arten, daher ist das Sympodium nicht so deutlich entwickelt, wie bei den anderen Arten. ebenso ist die regelmäßige wickelartige Verzweigung wieder nicht vorhanden.

Der Stengel steht meist sehr starr aufrecht, ist meist 15—30 cm, seltener bis fast 0,5 m hoch, viel länger als die ihn am Grunde umgebenden Blätter, meist in seinem ganzen Verlaufe unbeblättert, selten ist eines der unteren Blätter mehr oder weniger hoch an ihm emporgerückt. Im Querschnitte ist er zusammengedrückt und zwar auf der einen Seite flacher, auf der andern gewölbt. Auch im anatomischen Bilde (6, S. 40) zeigt sich der Stengel mechanisch sehr fest, er ist wie der schon oben beschriebene *J. bufonius* nach Schwendener's *Luzula*-Typus gebaut, d. h. die mechanischen Elemente sind zu einem vollständig geschlossenen Zylinder vereinigt, das grüne Rindengewebe ist ziemlich dünn. nicht stärker wie bei dünnstengeligen Arten. Es ist frei von Bündeln. Nach innen schließt sich dann der Fibrovasalring an (Fig. 61, 6), der aus zwei sehr genäherten Kreisen von Gefäßbündeln besteht, die vollständig von mechanischen Elementen umgeben sind. Der äußere Kreis liegt etwa in der Mittellinie des mechanischen Zylinders, wenig nach außen verschoben, er besteht aus kleineren Bündeln; der innere Kreis größerer Bündel springt stark in das Markgewebe vor. Die Bündel des äußeren und des inneren Kreises alternieren fast stets deutlich mit einander. Außen ist an den mechanischen Zylinder jedesmal in der Gegend der Zwischenräume zwischen den kleineren und den größeren Gefäßbündeln je ein kleines Gefäßbündel angelagert, welches nur an der Außenseite mit einem dickeren Sklerenchymbelag versehen ist. Die außen angelagerten kleinen Gefäßbündel sind also meist in derselben Zahl wie die in den mechanischen Ring eingebetteten größeren vorhanden. — Die mechanische Festigkeit des ganzen Stengels scheint an feuchteren und trockeneren Standorten verhältnismäßig sehr wenig abzuändern, ich fand keine großen Unterschiede; nur an schattigen Stellen, wo meist nach dem nachträglichen Heranwachsen von Gehölzen an den feuchten Standorten der Stengel mitunter eine Höhe von fast $^1/_2$ m erreichen kann, ist der mechanische Ring schmäler, ja mitunter hie und da durchbrochen, und die Sklerenchymelemente haben erheblich dünnere Wände.

Die Blätter besitzen am Grunde eine ziemlich weite Scheide, so daß die übereinander greifenden Scheiden der Blattrosetten zwiebelartig erscheinen; an den unteren Blättern ist sie gelbbraun bis braun, meist mattglänzend. seltener stärker glänzend. An ihrer Spitze ist die Scheide in 2 kürzere oder längere Öhrchen vorgezogen. Die Blattspreite ist meist borstlich, oberseits tiefrinnig. meist steht sie starr ab, seltener, namentlich an schattigeren oder moosigen Standorten, steht sie aufrecht. Nach der Spitze zu ist die Spreite allmählich verschmälert, ihre Farbe ist gelblich- bis bräunlich-grün. An trockenen Standorten werden die Blätter einschließlich der Scheide mitunter wenig über 4 cm lang. an feuchten erheblich über 10 cm, ja an feuchteren schattigen Orten kann ihre Länge fast 30 cm betragen (36, S. 640). Die Verschiedenheit der Quer-

schnittfiguren und damit der Blattbreite und Dicke zeigen Fig. 61, 7—9. Das Blattparenchym ist mit zahlreichen Luftgängen durchsetzt, deren größter unter der nur an jener Stelle 3—4 schichtigen, dort ein Wassergewebe darstellenden (vgl. S. 90) Epidermis liegt. Die beiden Ränder der Blätter sind durch ein subepidermales Bastbündel mechanisch geschützt, welche in der Nähe der Spitze auf die Oberseite rücken (Fig. 61, 9). An trockenen Standorten sind die Luftkanäle relativ schwach entwickelt und das chlorophyllführende Gewebe stark ausgeprägt. Mit Schatten und Feuchtigkeit nimmt die Zahl der Gefäßbündel und Luftkanäle zu. Die letzteren erscheinen besonders bei Fig. 61, 8 sehr groß. Auf nassen, sandigen Flächen zeigen die Blätter oft nicht mehr die für die übrigen charakteristische kantige Form mit rillenartiger Oberseite, sondern sie sind flach gebaut mit wenig konkaver Oberseite. Wie bei den Stengeln läßt auch hier die Verstärkung der mechanischen Elemente an den verschieden feuchten Standorten keine erheblichen Unterschiede erkennen. Die Rollung der Blattscheiden fand Irmisch so, daß der rechte Rand den linken deckte, aber nach Buchenau (7, S. 412) existiert kein bestimmtes Gesetz der Deckung; es herrscht im allgemeinen Antidromie vor, aber auch Homodromie findet sich. Die Länge der Scheiden nimmt an moosigen u. ä. Standorten erheblich zu. (6, S. 41).

Der Blütenstand stellt meist eine zusammengesetzte Spirre dar, ist meist etwa 3—10 cm lang und trägt fast doldenartig gestellte Äste, von denen der oder die unteren meist verlängert sind (Fig. 60, 10). Das unterste Hüllblatt ist meist laubartig, überragt aber den Blütenstand selten, die übrigen sind mehr oder weniger häutig; an großen Blütenständen haben mehrere wenigstens eine laubartige Spitze. Die Größe der Blütenstände ändert sehr nach den Standortsverhältnissen ab. Auf trockeneren, sandigen Flächen, wo die Stengel meist nur eine Höhe von etwa 20 cm oder weniger besitzen, sind oft nur 5—9 Blüten im Blütenstande zu finden, an mäßig feuchten, etwas schattigen Plätzen sind bis fast 30 Blüten vorhanden, an nassen Orten findet man meist 7—9 Blüten im Blütenstande. Bei sehr kräftigen Blütenständen fand Buchenau (7, S. 411) bis zu 9 Zweige, von denen die untersten nach 1/2, die oberen nach etwas größerer Divergenz gestellt waren, oberhalb derselben wird die Hauptachse durch eine Endblüte abgeschlossen. Die Übergipfelung der oberen Achsen durch die unteren ist meist sehr beträchtlich. Die untersten Zweige besitzen noch 2, 3 oder 4 Zwischenblätter mit Zweigen zweiter Ordnung in den Achseln, diese Zweige tragen aber selten mehr als ein Zwischenblatt, es fällt nach vorn und mit ihm ist die Sichelbildung eingeleitet. Obwohl dieselbe selten über 3 Glieder fortgesetzt wird, so tritt sie doch durch die regelmäßige Stellung der Blüten sehr deutlich hervor. Hat die Sichel 3 Glieder, so ist die letzte Blüte eine Achse fünfter Ordnung, denn die erste Blüte schließt unter Hinzurechnung der Hauptachse eine Achse dritter Ordnung ab. Da bei der Sichelstellung der *Juncaceen* die Auszweigung stets aus der Achsel des zweiten Vorblattes erfolgt, dieses selbst aber zufolge der 1/2-Stellung immer nach derselben Seite, nach vorne, fällt, so nehmen auch die Blüten eine völlig gleiche Stellung ein. Die Medianebene ist allen Blüten einer Sichel gemein, bei allen fällt das unpaare äußere Perigonblatt nach hinten, d. i. nach dem Grundblatte des Zweiges zu, die 2 paarigen nach vorn, nach dem Zwischenblatte. Bei der Entwickelung des Blütenstandes eilt die Endblüte jedes Zweiges den ihr zugehörigen Seitenzweigen voraus, ebenso die Endblüte des Stengels den ihr zunächst stehenden Seitenblüten. Im großen und ganzen befolgt aber die Entwickelung einen aufsteigenden Gang, sodaß z. B. die Endblüte des Stengels oft noch sehr unentwickelt ist, wenn die des untersten Zweiges sich entfaltet. An den Sicheln ist die Entfaltung genetisch aufsteigend (7, S. 413).

Die Blüten erscheinen meist im Juni bis August; sie sind meist genähert, seltener an schattigen Standorten bei verlängerten Spirrenästen entfernt, sie

besitzen am Grunde breit-lanzettliche, stumpfliche, in der Mitte grüne, an den Rändern häutige Vorblätter. Meist sind sie etwa 6 mm lang, gehören also zu den größeren der Gattung. Die Perigonblätter sind derb-häutig, etwa gleichlang, eiförmig, gestutzt. Ihre Farbe ist nach den Standorten ziemlich wechselnd, ohne daß es mir (abgesehen natürlich von der helleren Färbung an schattigen Standorten) gelungen wäre, einen bestimmten ursächlichen Zusammenhang zwischen Färbung und Standort zu finden. Die Färbung schwankt zwischen rotbraun oder olivengrün bis zu kastanienbraun, seltener bis gelbgrün oder gelbbraun, der grüne Mittelstreifen ist mehr oder weniger stark ausgebildet, ebenso schwankt (meist umgekehrt wie der Mittelstreifen) die Breite des stets ziemlich breiten Hautrandes. Staubblätter sind 6 vorhanden, welche etwa nur halb so lang als die Perigonblätter sind. Die Staubbeutel sind linealisch und mehrmals länger als die am Grunde verbreiterten Staubfäden. Der Griffel ist ziemlich kurz, er trägt verlängerte, ziemlich aufrechte, ziegelrot gefärbte Narben. (Fig. 61, 11).

Bei der Bestäubung beobachtete Buchenau (11, S. 850) zuerst das Aufblühen in „Pulsen" (vgl. S. 92). An schwächeren Blütenständen blühen mitunter die allermeisten Blüten zu gleicher Zeit auf, an größeren verteilt sich die Blütezeit entsprechend. Die Dauer der Blütezeit beträgt bei jeder Blüte weniger als 12 Stunden. Früh am Morgen breitet sich die Blüte sternförmig aus und bleibt kurze Zeit weiblich. Die Narben haben lange, glashelle Papillen und sind korkzieherartig gewunden. Die Staubbeutel fangen meist etwa morgens 8 Uhr an aufzuspringen. Ihre schuppenartigen, verbreiterten Basen sind dick und fest, sie schließen zu einem hypogynen Ringe zusammen (Fig. 63), ohne indessen zu verschmelzen. Die meisten Blüten schließen sich bald nach Mittag. Doch beobachtete schon Buchenau, daß bisweilen auch nachmittags Blüten geöffnet sind, eine Beobachtung, die ich besonders im Gebiete der Lüneburger Heide oft bestätigen konnte, mitunter an einzelnen Standorten sogar sehr zahlreich. Bei den Nachmittagsblüten scheinen sich die Staubbeutel sehr bald nach der Blüte zu öffnen, auch Buchenau nennt die Blüten beinahe homogam. Diese Art der Bestäubung scheint überhaupt häufiger zu sein: A. Schulz (169, I. S. 102) fand auch im Riesengebirge die Blüten nur schwach protogyn. Die Narbe kommt in vielen Fällen erst nach dem Aufblühen zur vollständigen Reife, gewöhnlich ist sie noch nach dem Ausstäuben der Antheren befruchtungsfähig. Bei trübem Wetter öffnen sich die Blüten nach Schulz wenig, sodaß manche verblühen, ohne sich geöffnet zu haben; dies Verhalten läßt sich gleichfalls im Gebiete des nordwestdeutschen Flachlandes beobachten.

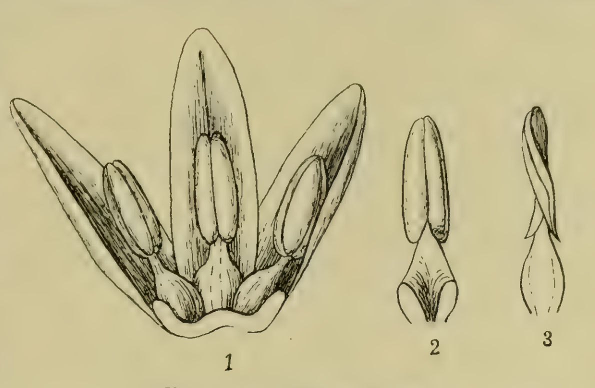


Fig. 63. *Juncus squarrosus.*
1. Staubblätter einen hypogynen Ring bildend, drei Perigon- und Staubblätter 2. Staubblatt vor, 3. nach der Entleerung. 10:1. (Nach Buchenau.)

Die Frucht (Fig. 61, 12) stellt eine kaum dreiseitige Kapsel dar von zylindrisch-eiförmiger Gestalt, oben ist sie gestutzt und stachelspitzig, in der Länge erreicht sie etwa die der Perigonblätter. Die Samen (Fig. 61, 13) sind etwa 0,6—0,7 mm lang, also ziemlich groß, schief-eiförmig, von brauner Farbe. Besondere Verbreitungseinrichtungen sind nicht bekannt.

7. Juncus compressus L. Knollen-Binse, 8. J. Gerardi Lois. Gerards B.

Von den beiden vorigen ausdauernden Arten sind *Juncus compressus* und *J. Gerardi* schon durch die ziemlich flachen, wenn auch schmalen, also grasartigen Blätter verschieden, sie haben eine kurz kriechende Grundachse und einen mit einem Laubblatt versehenen Blütenstengel; durch einen ganz unbeblätterten Stengel wie durch dichtrasigen Wuchs ist die letzte Art der *Poeophylli*, *J. tenuis* (s. unten), von ihnen verschieden. — Beide Arten, *J. compressus* und *J. Gerardi*, stehen einander sehr nahe und sind deshalb als Gesamtart *J. compressus* (3, S. 430) vereinigt worden, ihre Unterschiede liegen fast ausschließlich in der Entwickelung der Blütenorgane. Bei *J. compressus* ist das unterste Hüllblatt des Blütenstandes entweder länger oder auch kürzer als der Blütenstand, bei *J. Gerardi* ist es meist erheblich kürzer, die Perigonblätter sind bei der ersteren Art nur etwa $^2/_3$ so lang als die Kapsel, die eine kugelig-eiförmige Gestalt aufweist, bei der letzteren sind sie etwa so lang oder doch nur wenig kürzer als die elliptische Kapsel.

J. compressus L. ist wohl im ganzen Gebiete nicht selten, stellenweise, besonders in Niederungsgebieten, ist er ganz außerordentlich häufig und dort an den verschiedensten Standorten zu finden; er fehlt wohl nirgends auf größere Strecken, selbst auf einigen Nordseeinseln ist er verbreitet, für die ostfriesischen Inseln dagegen bereits zweifelhaft. In den Gebirgen steigt die Art nicht sehr hoch und wohl nirgends über 2000 m, diese Höhe wird aber anscheinend nur am Südabhange im Wallis in der Schweiz erreicht, in Tirol steigt sie nur bis wenig über 1300 m. — Als Standort bevorzugt *J. compressus* feuchte Triften und grasige Wiesen, wo er meist eingestreut zwischen Gräsern u. a. wächst, aber auch nicht selten ist er bestandbildend und überzieht rasenartig größere oder kleinere Flächen. Sehr vielfach ist er auf und an Wegen zu finden, für feuchte Wiesen- und überhaupt Niederungswege ist er geradezu charakteristisch. Wegen seiner an den Sohlen der Menschen und Tiere festklebenden Samen ist *J. compressus* auch oft an Wegrändern und Ackerrändern, sowie an Ruderalstellen zu finden. Von den Bodenarten bevorzugt er Lehmboden, ist aber auch auf Torf und feuchtem, besonders feinem Sande vertreten. — Außerhalb des Gebietes ist die Art in fast ganz Europa mit Ausnahme des arktischen und durch fast ganz Asien verbreitet.

Die Wurzeln stehen an der Grundachse, besonders an den Stellen genähert, an denen die Stengel sich aufrichten, bezw. die Fortsetzung des Sympodiums geschieht; die Zwischenglieder sind oft ganz wurzellos.

Die Grundachse kriecht, meist sind ihre Stengelglieder sehr kurz, so daß die nach oben gerichteten Stengel gedrängt erscheinen, seltener sind sie entfernt. Der morphologische Aufbau ist dem des *J. trifidus* (s. oben) nicht unähnlich, bei *J. compressus* stehen die Erneuerungssprosse, die das Sympodium fortsetzen, in der Achsel des 2., meist des 4. oder auch des 6. Niederblattes. Abweichend von *J. squarrosus* gelangt regelmäßig eine längere Reihe von Generationen verschiedener Ordnungen in einer Vegetationsperiode zur Blüte. Von den etwa 10 Niederblättern, die der Ausbildung der Laubblätter vorausgehen, tragen meist 4, seltener 5 in ihren Achseln Knospen. Die Länge der den knospentragenden Blättern vorausgehenden knospenlosen (meist 4—5) Stengelglieder bedingt die Tracht der ganzen Grundachse, durch sie werden die aufstrebenden Stengel genähert oder (bis 3 cm und mehr) entfernt. Die Zahl der sich gleichzeitig oder fast gleichzeitig mit dem Fortsetzungssproß entwickelnden Ergänzungssprosse (meist in der Achsel des 8. und 9. Niederblattes) veranlaßt gleichfalls die größere oder geringe Dichtigkeit der Rasen. Aus den Achseln der oberen Hochblätter (oft des 8. und 9.) entspringen oft sich fast gleichzeitig zu Blütenstengeln entwickelnde Sprosse (40, S. 370; **154**, S. 387). Zwischen

dem Hauptfortsetzungssproß und den nächsten Seitenknospen befinden sich meist mehrere knospenlose Hochblätter. Unmittelbar hinter der Hauptknospe wendet sich der Sproß nach oben, sodaß die oberen Seitenknospen bereits am aufrechten Teile der Grundachse stehen. Anatomisch ist die Grundachse etwa folgendermaßen gebaut: Unter der Oberhaut liegen 3—5 Lagen verkorkter Zellen, diese Schicht ist auf der Unterseite am stärksten; unter ihr befinden sich 3—5 Lagen mehr oder weniger verdickter, mechanischer Zellen, denen innen die stark luftführende Rinde angelagert ist. Die Zellen dieser letzteren sinken z. T. wenigstens frühzeitig zusammen, so daß große Luftgänge entstehen, in denen die Reste der zusammengefallenen Zellen stehen blieben. Das Innere des ganzen Gebildes wird vom Marke eingenommen, welches von einer Endodermis umgeben ist und die im äußeren Teile dichter, im inneren lockerer gelagerten Gefäßbündel enthält.

Der Stengel ist meist etwa 15 bis 30 cm lang und mäßig starr aufrecht, seltener aufsteigend. Er ist etwas zusammengedrückt und glatt, außer den grundständigen trägt er in der Mitte meist ein, seltener 2 Laubblätter, die an schattigen Orten mitunter fehlen, sodaß der Stengel dann nur am Grunde beblättert ist (var. *Metzleri* [F. Schultz]). Wie bei den meisten Arten bleibt er gänzlich unverzweigt, sehr selten entwickelt sich aber doch aus der Achsel der stengelständigen Laubblätter ein Sproß, der in einen dem Hauptstengel ähnlichen Blütenstand endigt (var. *dianthelus* K. Koch). Anatomisch ist der Stengel dem von *J. squarrosus* sehr ähnlich gebaut, auch bei ihm sind unter der hier sehr kräftig entwickelten grünen Rinde die Hauptgefäßbündel in den mechanischen Zylinder, der das Mark umgibt, eingebettet (Fig. 64, 10) und ganz vom mechanischen Gewebe umschlossen. Außen liegen, gleichfalls alternierend mit den Hauptbündeln, kleine, dem mechanischen Ringe angelagerte (6, S. 43).

An Laubblättern sind meist 4 grundständige außer dem oben erwähnten stengelständigen vorhanden. Die unteren besitzen eine braune bis graubraune, seltener schwärzliche, nicht glänzende Scheide, die an der Spitze in 2 Öhrchen vorgezogen ist. Die Spreite ist an den unteren Blättern kürzer, mitunter sehr kurz, sodaß der Übergang von den Niederblättern zu den Laubblättern ganz allmählich ist. Die oberen Laubblätter werden bis über 20 cm lang; die längsten finden sich an schattigen Plätzen oder an sehr dicht begrasten Orten. Die Einrollung der Blätter und ihrer Scheiden ist eingehend von Duval-Jouve (31, S. 234) und später von Buchenau (10, S. 134) untersucht und abgebildet. Durch das Wachstum der inneren Blätter sind die Scheiden der äußeren auseinandergedrängt, anfangs greifen diese (vom Rücken her betrachtet) mit ihren außerordentlich feinen, fest verklebten, daher oft scheinbar verwachsenen Rändern so übereinander, daß stets die linke Seite oben (außen) zu liegen kommt. Sehr eigenartig ist der Wechsel der Stellung der inneren Blätter, der in der Fig. 64, 15 zum Ausdruck kommt, sie stehen mit ihren Medianen schief, fast rechtwinkelig zu den Medianen der unteren Scheidenblätter. — Anatomisch haben die Blätter auch ihre Eigentümlichkeit (Fig. 64, 5). Durch das Anstoßen des Bastbelags des Mittelnerven an die Blattunterseite erinnern sie an *J. bufonius* (vgl. S. 90 und Fig. 58, 1); eigenartig sind aber die großen Luftkanäle, die das ganze Blatt durchsetzen, die ähnlich verteilt sind wie die von *J. squarrosus*, nur liegen Luftgänge und Gefäßbündel abwechselnd in einer Ebene; in der Mitte des Blattparenchyms oberseits ist die wasserspeichernde Epidermis nur einschichtig. Die Ränder sind von mechanischen Bündeln geschützt. Die Farbe der Blätter ist meist deutlich graugrün, seltener grasgrün (var. *viridis* A. u. G.). Über die Anatomie vgl. im übrigen die Untersuchung von J. Blau (6, S. 43 f.), über die Gestalt der Spaltöffnungen und Epidermiszellen Fig. 64, 6, 7.

Der Blütenstand ist meist etwa 4—8 cm lang, gewöhnlich ist er zu-

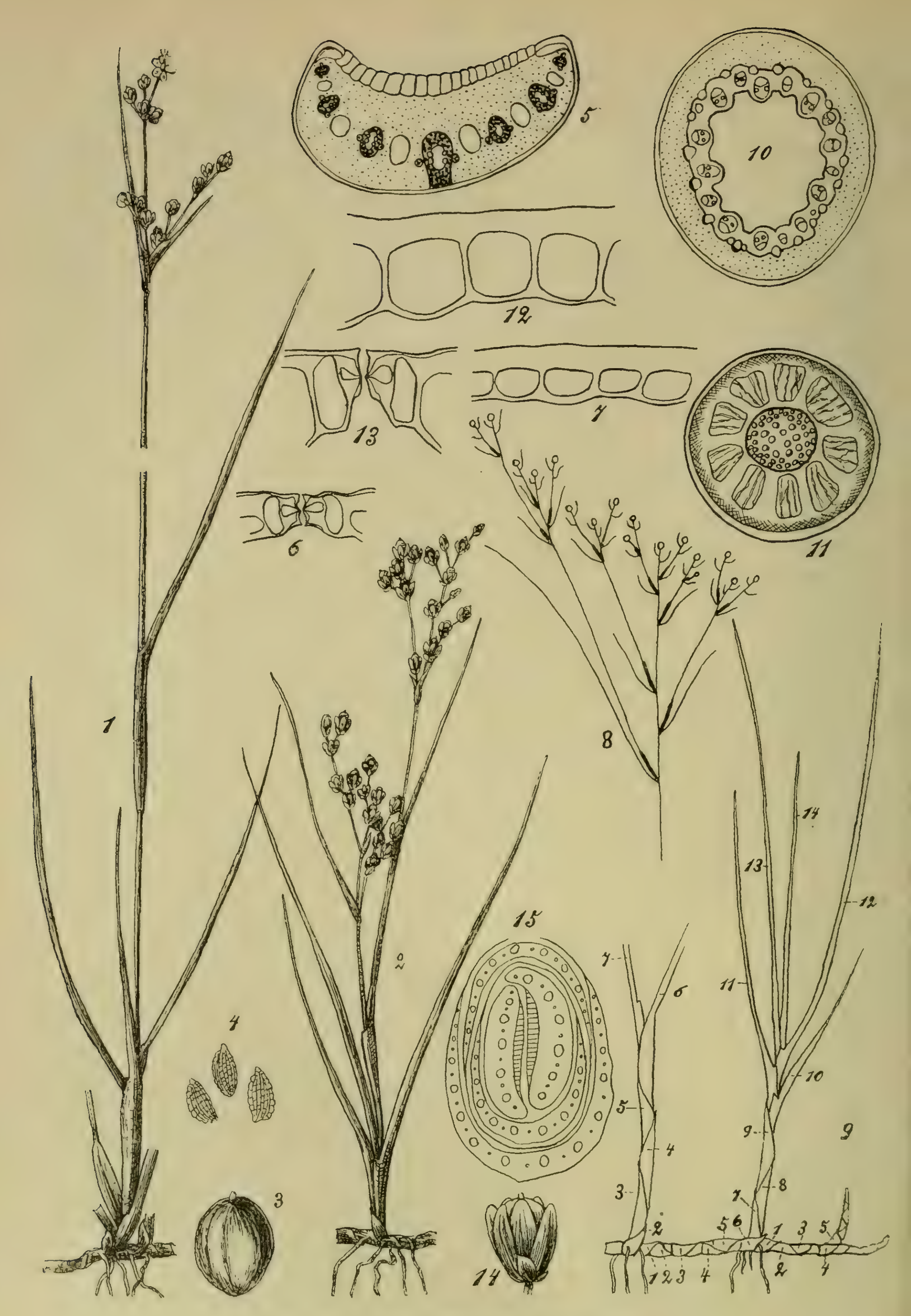


Fig. 64. *Juncus compressus* u. *J. Gerardi.*
1, 2 Habitusbild, 1 : 1; 3 Frucht; 4 Samen (vergr.); 5 Blattquerschnitt, 50 : 1; 6 Spaltöffnung und Epidermiszellen des Stengels 525 : 1; 8 schematisierter Blütenstand; 15 Blattstellung von J. compressus. 9 Sprossverbände (die Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Blätter jeder Generation); 10 Stengelquerschnitt, 30 : 1; 11 Querschnitt des Rhizoms, 15 : 1; 12 und 13 wie 6 und 7; 14 Frucht von J. Gerardi. (1—4, 14 nach Reichenbach, 5, 15 nach Duval-Jouve, 6, 7, 13, 15 nach Blau, 8 nach Buchenau, 9—11 nach Raunkiaer).

sammengesetzt, mit zweiteiligen Ästen, selten doldenähnlich. Das unterste Hüllblatt ist kürzer oder auch länger als der Blütenstand, bei der schon erwähnten var. *Metzleri* (F. Schultz) sind die Hüllblätter meist alle verkürzt; der *J. bracteosus* Kit. stellt wohl nur einen Lusus mit sehr verlängerten Hüllblättern dar. Die etwa 2—3 mm langen Blüten besitzen eiförmig-lanzettliche, kleine Hochblätter, meist sind sie etwas voneinander entfernt (var. *typicus* A. u. G.); zu dieser Varietät gehören einige Abänderungen, die, so charakteristisch sie erscheinen, wohl z. T. wenigstens nur Standortsabänderungen sind. Bei subvar. *elongatus* A. u. G. ist der ganze Blütenstand mehrmals länger als breit, diese Form ist nicht selten; an schattigen Orten wird der Blütenstand sehr locker, er ist ausgebreitet und hat entfernte Blüten (subvar. *laxus* A. u. G.). Systematisch selbstständiger ist wohl var. *coarctatus* E. Mey., bei der durch Verkürzung der Spirrenzweige alle Blüten genähert sind und der Blütenstand dadurch kopfförmig erscheint. Nur 2—3 gedrängte Blüten besitzt var. *alpinus* (Schur), eine Zwergform.

Die Blüten entwickeln sich meist vom Juni bis August, seltener zahlreich bis in den Herbst, sie besitzen etwa gleichlange Perigonblätter, diese sind eiförmig-lanzettlich und sehr stumpf, zur Fruchtzeit reichen sie, wie schon bemerkt, nur bis etwa $^2/_3$ auf die Kapsel herauf. Ihre Farbe ist meist rötlich bis kastanienbraun, in der Mitte sind sie von einem grünen Mittelstreifen durchzogen und an den Rändern breit weiß-hautrandig, seltener sind die Perigonblätter ganz grünlich oder gar grün gefärbt (var. *viridiflorus* A. u. G.), noch seltener bleich (var. *salinus* Schur). Staubblätter sind stets zu 6 vorhanden, sie besitzen linealische Staubbeutet, die länger bis doppelt so lang sind als ihre Staubfäden. Der Griffel ist kurz und trägt verlängerte, aufrechte, purpurne Narben.

Das Aufblühen erfolgt bei der Mehrzahl der Blüten in Pulsen; es sind an bestimmten Tagen eine große Zahl von Blüten geöffnet, an den dazwischenliegenden aber auch stets einzelne. Wie bei *J. bufonius* etc. scheinen auch hier ganz sicher bestimmte Witterungslagen für das Hervorbringen der Pulse (s. S. 92) maßgebend zu sein. Abends trennen sich meist schon die Spitzen der Perigonblätter voneinander und am frühen Morgen breiten sie sich dann ganz aus. Das Schwellgewebe, welches das Öffnen der Blüten bewirkt, ist bei dieser Art besonders stark entwickelt, so daß die Blüten oft sehr weit geöffnet sind, öfter bis über 180°. Mit dem Spreizen der Perigonblätter entfalten sich auch die Narben, die meist schwach gewunden sind, aufrecht abstehen und weißlich fleischfarbige bis glashelle Papillen tragen. Nach Schulz (**169**, I, S. 102) strecken sich zuerst die Narben aus der Blüte hervor und dann öffnet sich das Perigon vollständig. Die Staubbeutel reichen bis zum Grunde der Narben und fangen einige Zeit später, nach Buchenau zwischen 7 und 8 Uhr, an, aufzuspringen und den Pollen zu entlassen. Nach Mittag schließen sich die Blüten rasch wieder. Schulz (a. a. O.) fand die Blüten selbst bei Nebel und strömendem Regen geöffnet.

Die Frucht ist eine kugelig-eiförmige Kapsel (Fig. 64, 3), die kaum dreiseitig ist, an der Spitze ist sie gestutzt und stachelspitzig. Ihre Farbe ist zumeist rotbraun bis hell kastanienfarben, glänzend, am Grunde, seltener ganz, ist sie grünlich. Die Samen sind meist 0,35—0,4 mm lang, schief verkehrt-eiförmig, bespitzt, auf der Fläche deutlich netzig; ihre Farbe ist braun bis rotbraun.

J. Gerardi Lois. ist in seinen Standorten von voriger Art sehr wesentlich verschieden, da er als einer der charakteristischsten Salzanzeiger des Gebietes angesehen werden kann. Im Binnenlande ist die Art deshalb je nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Salzstellen verbreitet bis selten, nicht nachgewiesen ist sie im Königreich Sachsen, in Schlesien, auch für die Schweiz und Tirol ist sie zweifelhaft, in den österreichischen Alpen ist sie nur in Niederösterreich festgestellt. In den Gebirgen dürfte sie nicht über 500 m aufsteigen. An den Meeresküsten ist sie allgemein sehr verbreitet

und bildet dort besonders auf den salzhaltigen Wiesen mitunter große Bestände; nicht selten ist sie dabei mit *J. compressus* gemischt, sie fällt dann durch ihre lebhaft grüne bis etwas olivgrüne Farbe auf; im Binnenlande ist sie natürlich besonders in der Nähe der Salinen häufig. An solch salzhaltigen Orten findet *J. Gerardi* sich öfter an auffallend trockenen Stellen, die dann meist schon durch das glitzernd auskristallisierte Salz auffällig sind, ein Zeichen, daß er hochkonzentrierte Lösungen, wie sie sich bei jeder trocken werdenden Salzstelle bilden müssen, gut erträgt. — In der Größe ändert er ziemlich stark ab; während er in der Mehrzahl der Fälle die Höhe des *J. compressus* beibehält, wird er an sehr nährstoffhaltigen Orten mitunter sehr groß, bis über 50 cm hoch (var. *elatior* [Lange] und var. *maximus* A. u. G.), auf Sandboden, besonders auf den Nordseeinseln, wird er aber mitunter nicht über 10 cm hoch (var. *Chaucorum* A. u. G.). Wie in der Größe, so ist *J. Gerardi* auch in den übrigen Merkmalen recht veränderlich.

Die Grundachse verhält sich ähnlich wie die von *J. compressus*, nur sind die Stengelglieder meist mehr gestreckt, so daß der knospenlose Rhizomteil meist 2—4 cm lang ist. Die Hauptknospe wechselt in ihrer Stellung zwischen der Achsel des 2., des 4. oder des 6. Niederblattes. Je früher die Hauptknospe auftritt, desto weniger Blattorgane trägt die betreffende Sproßgeneration: wenn sie bereits in der Achsel des 2. Niederblattes sitzt, hat die Generation nur etwa 9 Blätter bis zum obersten grundständigen Blatte; sitzt sie in der des 6. Niederblattes, so sind 17 Blattorgane vorhanden (**154**, S. 387). Nicht selten folgt auf ein kurzes Achsenglied mit nur 2 Niederblättern ein solches mit 6. Anatomisch ist die Grundachse der von *J. compressus* ähnlich gebaut, aber das mechanische Gewebe ist stärker ausgeprägt. Der Stengel ist meist zierlicher. Die Blätter haben meist eine schlankere Spreite, die jedoch verhältnismäßig schmäler und dicker ist, das mittlere Blattgewebe ist stärker ausgebildet, wie dies ja bei Salzpflanzen ihren Verwandten des Süßwassers gegenüber häufig ist. Die Gefäßbündel und Luftgänge sind verhältnismäßig kleiner, der an die Epidermis der Blattunterseite angelagerte mechanische Bastbelag des mittleren Bündels ist viel schmäler als bei *J. compressus*, ja mitunter durchsetzt er das grüne Gewebe überhaupt nicht bis zur Epidermis.

Der Blütenstand besitzt meist, wenigstens anfangs, starre, aufrecht abstehende Zweige, was die Tracht der ganzen Pflanze beeinflußt; das unterste Hüllblatt ist meist erheblich kürzer als der Blütenstand. Die Äste erster und zweiter Ordnung sind meist weniger zahlreich als bei voriger Art. Zumeist sind die Blüten voneinander entfernt, seltener fast kopfig gedrängt, so bei der bisher typisch nur in Asien, ähnlich aber auch bei uns beobachteten var. *soranthus* (Schrenk); bei der ähnlichen var. *persicus* Boiss. ist der Blütenstand etwas lockerer, nur die einzelnen Äste haben gedrängte Blüten. Auch bei der schon oben erwähnten Zwergform der Nordseeinseln, var. *Chaucorum* A. u. G., sind die Blütenstände dicht gedrängt. Ein Gegenstück dazu ist var. *maximus* A. u. G., welcher sehr verlängerte, bis über 10 cm lange, sehr reichblütige Blütenstände besitzt; ähnlich, aber nur wenigblütig, ist var. *elatior* (Lange), eine seltene Form.

Die Blüten sind meist größer als bei *J. compressus*, bis fast 4 mm lang. Die Perigonblätter sind, wie bemerkt, etwa so lang oder doch nur wenig kürzer als die Kapsel. Die Farbe der Blütenhülle ist in der Mehrzahl der Fälle braun bis lebhaft kastanienbraun, sie kommt aber auch heller und dunkler vor; so ist sie bleich bei der ziemlich seltenen var. *pallidus* A. u. G., die sonst in nichts vom Typus abweicht, nicht so hell, aber doch heller als gewöhnlich, bei den schon genannten var. *soranthus* (Schrenk) und *Chaucorum* A. u. G. Erheblich dunkler bis fast schwarz ist sie bei der sonst nicht vom Typus verschiedenen var. *atrifuscus* (Rupr.) und der auch durch ganz oder teilweise dichten

Blütenstand ausgezeichneten, typisch nur in Innerasien gefundenen var. *salsuginosus* und der ihr nahestehenden Unterart *nigricans* (Regel) mit etwas lockerem Blütenstande. — Die Bestäubungseinrichtungen entsprechen ganz denen von *J. compressus*, nur sind die Staubblätter etwas kürzer, die Griffel etwas länger. — Die elliptische Frucht ist meist etwas dunkler gefärbt.

9. Juncus tenuis Willd. Zarte Binse.

Von den vorigen Arten, denen *J. tenuis* einigermaßen ähnlich ist, unterscheidet er sich leicht durch den dicht rasenförmigen Wuchs und das Fehlen eines stengelständigen Blattes. *J. tenuis* findet sich vorzugsweise auf festgetretenen, meist grasigen Wegen, auf Lehm und Torfboden, seltener auf Sandboden und zwar meist auf feuchtem Niederungsboden. An den Standorten tritt er meist gesellig auf und begleitet mit Vorliebe die Ränder der Wiesenwege, die dann mitunter durch ihre meist gelbgrüne oder im Spätsommer braungelbe Farbe auffallen. In bezug auf den Anspruch an Sonne und Schatten scheint er wenig wählerisch, meist steht er wie die Wiesengräser sonnig, aber hie und da auch unter Erlen etc. ziemlich schattig. Welchen Grad von Schatten er erträgt, erhellt aus der Tatsache, daß er nicht selten auf Anzuchttöpfen, in Mistbeetkästen etc. in botanischen Gärten aufgeht und selbst an halbdunklen Stellen zur Blüte gelangt. — Hie und da findet er sich auch mit andern Adventivpflanzen an Mühlen etc., doch bleibt er dort gewöhnlich unbeständig.

Die Heimat dieser Art, die jetzt im Gebiete nicht zu den Seltenheiten gehört, ist zweifellos Nordamerika. Mit der Geschichte ihrer Einwanderung hat sich vornehmlich Ascherson[1]) lebhaft beschäftigt (3, S. 434[2]). Noch lange nicht 100 Jahre sind es her, daß die Pflanze in Europa zuerst gesehen wurde, und zwar in Holland, vor 1825 fand man sie in der Provinz Utrecht und 1824 in der Provinz Antwerpen. In Deutschland trat sie an 4 verschiedenen Punkten auf, die wohl alle, wie auch die holländischen Fundorte, auf selbstständige Einschleppungen aus Nordamerika zurückzuführen sind; diese vier Einschleppungen geschahen vor 1851. Sie wurde beobachtet 1834 bei Memmingen in Bayrisch-Schwaben und etwa 1840 in der Umgebung, in der sächsischen Oberlausitz und dem nördlichsten Böhmen, dann vor 1845 bei Kassel und in der Umgebung von Hamburg. 1870 wurde sie dann bei Zerbst gefunden, um Berlin erst 1890, in den folgenden Jahren aber gleich an mehreren Fundorten. Jetzt fehlt *J. tenuis* in Deutschland, namentlich in Mittel- und Süddeutschland, noch stellenweise auf breiten Strecken, aber alljährlich schreitet er weiter fort, sodaß die Zeit nicht mehr fern erscheint, wo er zu den häufigsten Pflanzen der Deutschen Flora gehört. In den schlesischen Gebirgen ist er bis über 500 m angestiegen.

Die Keimung der Samen erfolgt anscheinend meist außerordentlich leicht, wie Aussaaten in botanischen Gärten zeigen. Im Gesamtaufbau besitzt *J. tenuis* sehr viel Ähnlichkeit mit *J. bufonius*, nur daß er ausdauernd ist. Die Blätter sind sämtlich grundständig, die untersten jedes Sprosses sind scheidenförmige Niederblätter; die Seitensprosse entspringen oft aus der Achsel des 3. Blattes, oft aber auch aus der des 2. oder 4., ja sogar mitunter aus der Achsel des 1. Blattes, also aus der des Vorblattes (**154**, S. 386). Überhaupt ist bei dieser Art die Sproßbildung viel weniger an bestimmte Regeln gebunden als bei den meisten Arten mit deutlich kriechender Grundachse. *J. tenuis* hat bei ungestörter Entwicklung aufrechte Grundachsen, deshalb sind auch alle Knospen aufwärts gerichtet und können sich auch freier entfalten. Auf die oben genannten Hauptknospen

[1]) Verhandl. Botan. Ver. Prov. Brandenb. 32. Bd. 1890. S. XXXVIII ff.
[2]) Brandenburgische Landeskunde, 1. Bd. 1907. S. 179. — Lit. 38.



Fig. 65. *Juncus tenuis.*
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Spitze der Blattscheide mit den Öhrchen, 5 : 1. 3 Pistill, vergr. 4 Frucht, vergr. 5 Samen, vergr. 6 aus der geplatzten Frucht ausquellende Samengallerte, vergr. (1, 3–5 nach Reichenbach, 2 nach Buchenau.)

folgen meist in der Achsel des nächsten und öfter noch weiterer Blätter etwas kleinere Knospen, die zu Erneuerungs- resp. Vergrößerungssprossen auswachsen. Jeder Trieb besitzt meist 6 Blattgebilde, ehe er sich zum Blütenstengel streckt, zuerst das zweikielige, adossierte Vorblatt, dann 2 scheidenartige Niederblätter mit mehr oder weniger kurzer Spreite und dann erst die eigentlichen Laubblätter. Wenn die Pflanze auf Wegen niedergetreten wird, dann bleibt sie schräg niedergedrückt und die Erneuerungssprosse entwickeln sich nun rechts und links. Das Exemplar nimmt dadurch eine mehr oder weniger fächerförmige Gestalt an, die Verzweigung wird ganz regelmäßig und es bildet sich eine längere Grundachse aus (23, S. 10). — Die Lebensdauer des *J. tenuis* scheint eine ziemlich wechselnde zu sein, oft tritt er unbeständig auf, kann auch an den Orten massenhaften Auftretens bald mehr oder weniger völlig wieder verschwinden; diese Beobachtungen sind der Grund für die z. B. von Laurent (47) wiederholte Angabe, die Art sei einjährig. Sehr langjährig scheint er in keinem Falle zu sein, sowohl in der Kultur der botanischen Gärten als im Freien scheinen die einzelnen Individuen nach einigen Jahren abzusterben. Die Lebenszeit scheint je nach dem Standort (und vielleicht auch nach der betreffenden Form) verschieden zu sein: an sehr feuchten und an schattigeren Orten sah ich die Pflanzen fast stets bald (nach dem 2. Jahre) wieder absterben, an mäßig feuchten, offenen Plätzen dagegen erreichten die Rasen einen sehr viel größeren Durchmesser und ließen mehrere Jahrgänge erkennen.

Der aufrechte Stengel ist meist 10—30, selten bis zu 60 cm hoch, seine Laubblätter besitzen eine braune bis dunkelgraubraune Farbe und sind oben neben der Spreite in 2, meist ziemlich große, stumpfe Öhrchen von wechselnder Länge und Breite ausgezogen, die fast nebenblattartig erscheinen (Fig. 65, 2). Buchenau verwendet die Gestalt dieser Öhrchen bei verwandten Arten mehrfach als Unterscheidungsmerkmal und auch neuerdings hat man versucht, *J. tenuis* in 2, nament-

lich durch die Gestalt und Länge der Öhrchen verschiedene Arten zu spalten. Aber der Vergleich einer größeren Anzahl lebender Exemplare aus verschiedenen Gebieten zeigt, daß auch die Öhrchen, ebenso wie andere Merkmale (3, S. 435), in ihrer Gestalt sehr wechselnd sind, wenn sie auch an einem und dem andern Standorte sich mehr oder weniger konstant erweisen. Bei dem Formenreichtum der Art in ihrer Heimat kann es nicht wundernehmen, daß zu uns nach Europa nur bestimmte Abänderungen gelangt sind, die kein vollständiges Bild des gesamten Formenkreises geben können. — Die Spreite der Blätter ist schmal, pfriemförmig und oft gekrümmt, sie hat, wie auch bei anderen Arten, bei Wasserentzug aus den großen Oberhautzellen, die Fähigkeit, sich zusammenzufalten.

Der endständige Blütenstand ist etwas doldenähnlich, meist 3—8 cm lang. In der Regel ist er locker, seltener dicht; besonders auffällig ist eine sehr lockere Form (var. *laxiflorus* Fiek), deren Spirrenäste sehr verlängert sind, weit spreizen und nur je wenige (bis zu 5) Blüten tragen. — Die unteren Hüllblätter sind verlängert, meist überragen 2, seltener nur 1 oder mehrere den Blütenstand. Seltener als die Form mit 2 verlängerten Hüllblättern (var. *bicornis* E. Mey.) ist die mit 3 bis vielen (var. *multicornis* E. Mey.), selten die mit nur 1 verlängerten Hüllblatte (var. *unicornis* E. Mey.). Mit Ausnahme einer gewissen Förderung der Hüllblätter an üppigen Standorten, ließ sich eine Abhängigkeit vom Standorte nicht nachweisen. Ferner wird das Aussehen des Blütenstandes auch durch die Stellung der Blüten an den Auszweigungen verändert; bald sind sie dort entfernt, bald einander genähert. Die größere Lockerheit hängt oft vom schattigeren Standorte ab, mitunter sind aber direkt wirkende Gründe nicht zu bemerken. Bald herrscht im Aufbau mehr die Rispenbildung, bald mehr die Sichelbildung vor und danach sind früher verschiedene Arten unterschieden worden. Bei dem auf Fig. 66 dargestellten Blütenstande ist Sichelstellung nur an dem untersten primären Aste angedeutet, andere Pflanzen besaßen, vielleicht infolge eines der Entwickelung günstigeren Sommers, viel zahlreichere Blüten und stärker entwickelte Sicheln. Eigentümlich ist, daß der Stengel oben nicht selten zuerst 1—2 sterile Laubblätter (mit scheidigem Grunde, welcher nach oben in 2 Öhrchen ausläuft) trägt, worauf dann 4—7 Hochblätter folgen. Diese bilden den Übergang von den Laubblättern zu den echten Hochblättern mit weißlichem Grunde und grünlicher bis bräunlicher Spitze. Die Endblüte eilt dem oberen Teile des Blütenstandes in der Entwickelung voran; ist daher der Blütenstand schwächlich, so ist sie die am meisten geförderte, ist er aber kräftig, so entwickeln sich die Endblüten der untersten Zweige früher als die primäre; letztere schlägt auch nicht selten ganz fehl. Die letzten Seitenblüten haben 4 Vorblätter (7, S. 413).



Fig. 66. *Juncus tenuis.* Schema des Blütenstandes. (Nach Buchenau.)

Die Blüten erscheinen meist vom Juni bis Juli, vereinzelt aber bis zum Herbst, selbst zu Beginn des Frostes sieht man oft noch unentwickelte Blüten. Die Blüten, unterhalb deren sich kurze, lanzettliche, spitze Vorblätter befinden, sind etwa 3—4 mm lang. Die Perigonblätter sind etwa gleichlang oder die äußeren etwas länger; im Umfange sind sie lanzettlich, spitz oder zugespitzt, sie sind deutlich von 3 Nerven durchzogen. Ihre Farbe ist meist gelbbraun, selten sind sie (wie u. a. auch an der oben genannten var. *laxiflorus*)

weißlich bis fast rein weiß, ihr Rand ist häutig, der der inneren Perigonblätter breiter. Staubblätter sind stets in der 6-Zahl vorhanden, sie sind etwa halb so lang als die Perigonblätter und haben etwa eiförmige Staubbeutel, die mehrmals kürzer sind als die Staubfäden. Der Griffel ist sehr kurz und trägt lange, aufrechte Narben (Fig. 65, 3).

Während der Blütezeit sind deutliche Pulse zu bemerken, die z. T. sicher von den Witterungsverhältnissen abhängen. Die Dauer der Anthese ist bei *J. tenuis* außerordentlich kurz. Die rötlich gefärbten Narben schieben sich nicht zwischen den noch geschlossenen Perigonblättern heraus, sind aber bereits am frühen Morgen durch die durchscheinenden Perigonränder hindurch sichtbar. Etwa zwischen 7 und 8 Uhr weichen die Perigonblätter auseinander und nach etwa einer Stunde haben sie einen Öffnungswinkel von 120—150^{0} erreicht, selten öffnen sie sich bis zu 180^{0}, also bis zur völlig flachen Lage der Perigonblätter. Dies letztere beobachtete ich besonders oft in feuchten Mistbeetkästen. Nach einer weiteren Stunde springen die Antheren auf und zwar rasch nacheinander, zwischen 9 und 10 Uhr sind alle geöffnet. Schon bald darauf, etwa um 10$^{1}/_{2}$ Uhr, beginnen die Perigonblätter sich wieder zu erheben und um 12 Uhr sind die Blüten meist bereits wieder völlig geschlossen; die Narbenpapillen sind dann schon welk. (22, S. 397.) Von diesen Zeiten finden aber ebenso wie bei *J. bufonius* (vgl. S. 92) Abweichungen statt; in den vorerwähnten Mistbeetkästen des Botanischen Gartens sah ich mehrfach noch nach der Mittagsstunde völlig geöffnete Blüten, ja hie und da sogar am Nachmittag gegen Abend. In der Hauptblütezeit einer Pflanze schien mir an diesen üppig wachsenden Pflanzen fast zu jeder Tageszeit eine oder die andere Blüte geöffnet zu sein.

Zur Fruchtzeit erhält die ganze Pflanze meist die schon oben erwähnte charakteristische braungelbe Farbe. Die ausgewachsene Frucht (Fig. 65, 4.) bleibt stets etwas kürzer als die Perigonblätter, sie erhält eine eiförmige bis fast kugelige Gestalt und ist dabei deutlich 3kantig mit konvexen Seitenflächen. Die Samen (Fig. 65, 5) sind klein, glasig oder bleich rotbraun gefärbt, sie sind nur 0,35—0,4 mm lang, von schief verkehrt-eiförmiger Gestalt, sehr kurz weiß bespitzt. Bei dieser Art wurde das Aufquellen der Samen zuerst beobachtet. Beckmann schildert den Vorgang[1]) etwa folgendermaßen: Die Zellen der verschleimten Außenschichten der Samenschale quellen bei Anfeuchtung mächtig auf und sprengen dadurch die Kapsel, aus der die Samen als Froschlaich ähnlicher Klumpen hervorquellen (Fig. 65, 6) und dann von vorübergehenden Tieren und von Menschen abgestreift werden können. Nach einem heftigen Gewitterregen sah er mit Buchenau den auf einem Landwege wachsenden *J. tenuis* überall mit diesen Klumpen besetzt. Da die Keimung der Samen, wenn möglich, sofort erfolgt, sieht man nach andauernd feuchter Witterung öfter die Sämlinge auf und an den Kapseln sitzen, dadurch eine Viviparie vortäuschend.

2. Sektion. *Genuini* Buchenau.

Diese zweite Gruppe der *Junci* mit einzeln stehenden Blüten, die am Grunde wenigstens 2 Vorblätter besitzen, enthält im Gegensatz zur vorigen nur deutlich ausdauernde Arten. Der oben in einen Blütenstand endigende Stengel ist unbeblättert, am Grunde meist von nur ganz aus einer Scheide gebildeten, selten auch eine kurze Spreite tragenden Blättern umgeben; an nichtblühenden Trieben entwickelt sich kein echter Stengel, sondern auf die eben erwähnten scheidenartigen Blätter folgen 1 oder 2 Blätter mit völlig zylindrischer oder auch

---

[1]) Bei Ascherson in Verhandl. Botan. Ver. Prov. Brandenburg. 32. Bd. 1890. S. 169.

zusammengedrückter, jedenfalls den blütentragenden Stengeln ähnlich gestalteter Spreite. Wegen ihrer Stengelähnlichkeit sind diese Blätter von verschiedenen Schriftstellern häufig als „sterile Stengel" bezeichnet worden. Daß es sich dabei aber um echte Blätter handelt, wiesen Buchenau u. a. nach. Zunächst befindet sich bei einigen Arten am Grunde eines jeden eine seitliche Einsenkung, in der sich die Fortsetzungsknospe des Triebes, dem das stengelförmige Blatt angehört, befindet, sie stellt also die letzte Andeutung des Scheidenteils des Blattes dar, der mitunter (vgl. *J. Jacquini* etc.) die Länge von mehreren Centimetern erreichen kann; selten kommt aus dieser Knospe ein zweites, gegenüberstehendes Blatt zur Entfaltung. Die Gestalt des Blattes selbst läßt sich leicht aus dem Blattbaue der Arten der vorigen Gruppe herleiten. Wir sahen dort den Übergang vom flachen Blatte, wie bei *J. bufonius*, zum rinnenförmigen und borstlichen Blatte; bei *J. squarrosus* war namentlich an trockeneren Orten die Rinne ziemlich schmal geworden und unter dem Epithel der Rinne lag ein deutlich ausgebildetes Mark. Wenn dann die Rinne ganz schwindet, wie dies bei den Arten der vorigen Gruppe mitunter an den Blattspitzen der Fall ist, so rücken die Gewebe der Blattränder zunächst nach der Oberseite und dann wird das Blatt zylindrisch bis röhrenförmig, da auch beim stengelähnlichen Blatt das Mark später oft schwindet. Die Gefäßbündel liegen dann außen in einem oder mehreren Zylindern unter dem assimilierenden Zellgewebe und der ganze Innenraum ist wenigstens anfangs mit Mark erfüllt.

Die stengelähnliche Gestaltung der Laubblätter ist biologisch interessant; schon bei der vorigen Gruppe sahen wir Anpassungen zum Schutze gegen zu starken Wasserverlust der Blätter. Das borstenförmige oder, wie hier, binsenförmige Blatt sind ganz augenscheinliche Einrichtungen zur Herabsetzung der Verdunstung, Einrichtungen wie sie gemeinsam bei den Pflanzen trockener Standorte und bei den Sumpfbewohnern vorkommen. Über die Zweckmäßigkeit und Notwendigkeit dieser Einrichtungen bei Pflanzen nasser Standorte besteht eine ausgedehnte Literatur, auf die einzugehen hier zu weit führen würde. In der „Pflanzenwelt Deutschlands", S. 253 habe ich betont, daß meiner Meinung nach der Luftabschluß im Boden in erster Linie die Wurzeltätigkeit herabsetzt, in derselben Richtung wirken dann Hummussäuren, die die Diffusionsfähigkeit der Wurzel herabsetzen, Temperaturdifferenzen in dem sich schwer erwärmenden Boden etc. (vgl. auch **205**, S. 183 ff.).

Der wie bei den übrigen Arten endständige Blütenstand der Vertreter dieser Gruppe erscheint fast stets scheinbar seitenständig, dadurch, daß das gleichfalls stengelähnlich gestaltete Tragblatt des Blütenstandes sich in die Richtung des Stengels stellt, dadurch ihn scheinbar über den Blütenstand hinaus fortsetzt und den Blütenstand selbst zur Seite drückt. Die Fruchtkapseln sind bei dieser Gruppe meist vollständig 3fächerig, seltener unvollständig gefächert, die Samen sind klein und außer *J. Jacquini* haben sie keine Anhängsel (s. S. 121, 122).

10. Juncus Jacquini L. Jacquins Binse.

Die in ihrer Heimat gleichfalls (vgl. *J. trifidus*) Gamsbart oder auch Gamsgras bezeichnete Art wächst an feuchten, kiesigen oder quelligen Orten, aber auch auf mageren Wiesen in den Alpen. An den Standorten, an denen sie bis zu etwa 2900 m aufsteigt, steht sie zumeist gesellig, und ähnlich wie *J. trifidus* bildet sie oft größere oder kleinere Bestände. Als Gestein zieht *J. Jacquini* entschieden kalkarmes Substrat vor. Im Gebiete ist er durch die ganze Alpenkette von den Seealpen bis nach Niederösterreich und dem Küstenlande verbreitet, außerhalb des Alpensystems ist er nur für die Zentral-Karpathen und für Siebenbürgen angegeben, aber die Angaben bedürfen sehr der Bestätigung. Diese eigenartige

Pflanze, die in der Tracht ganz außerordentlich der Cyperacee *Schoenus nigricans* ähnlich ist, hat also eine verhältnismäßig sehr beschränkte Verbreitung. — An den Standorten bildet er, ähnlich *J. trifidus*, schöne und deutliche Hexenringe (s. S. 99).

Die Grundachse dieser Art ist kurz kriechend, nur ein ganz kurzer Teil jeder Sproßgeneration wächst wagrecht, schon nach dem dritten Niederblatte hinter dem Vorblatte richtet sich der Stengel wieder in die Höhe. Der Fortsetzungssproß steht in der Achsel des zweiten Niederblattes. Da die Stengelglieder fast stets kurz gestaucht erscheinen, stehen die aufrechten Stengel dicht nebeneinander, der Wuchs wird also dicht rasenförmig und zwar sind die Rasen sehr dicht und fest. Im ganzen sind gewöhnlich 6—8 Niederblätter in einer Sproßgeneration vorhanden.

Die Stengel sind meist sehr starr aufrecht, von mäßiger Dicke; meist erreichen sie eine Höhe von 10—20, seltener an günstigen Standorten eine solche von 25 oder gar 40 cm. Im Querschnitt (Fig. 67, 2) erscheint er stielrund oder fast stielrund und läßt im lebenden Zustande keine Rippung durch mechanische Elemente erkennen. Unter der Epidermis verlaufen eine Anzahl mechanischer Bündel, die aber nach Buchenau gerade bei dieser Art in der Ausbildung sehr wechseln, denn an einem im Garten in Berlin gezogenen Exemplare fand er nur ein einziges subepidermales Bündel, während die wildwachsenden Exemplare einen typischen Belag der *Junci valleculati* zeigten. Bei dieser Art stehen, wie es sonst nur bei *J. trifidus* der Fall ist, die subepidermalen Sklerenchymbündel in unmittelbarer Verbindung mit den unter ihnen liegenden Gefäßbündeln, sodaß also bei diesen beiden Arten die mechanischen Träger Schwendeners am vollkommensten ausgebildet erscheinen. (6, S. 30, 31; 23, S. 8.) — Am Grunde des Stengels befinden sich 5 Niederblätter, von denen besonders die oberen ziemlich lang scheidenartig sind und eine Länge bis zu 4 cm erreichen, sie sind rotbraun gefärbt und auf ihrer stumpfen Spitze tragen sie eine meist kurze Stachelspitze, die sehr selten als kurze, grüne Spitze krautartig sich als verkümmerte Spreite verrät.

Die Laubblätter sind an jeder Sproßgeneration nur einzeln vorhanden, an den blütentragenden Trieben sitzt ein solches im oberen Teile des verlängerten Stengels unterhalb des Blütenstandes. Dieses beginnt zunächst mit einem kurzen, scheidenartigen Teil, der scheinbar den Stengel fortsetzt und schwach erweitert erscheint. Entweder der obere Teil der Scheide weicht schon etwas bogig seitwärts oder meist erst der untere Teil der Spreite, so daß das Blatt nicht so ausgeprägt als Fortsetzung des Blütenstengels erscheint wie bei den übrigen Arten dieser Gruppe, die Pflanze also in dieser Beziehung eine gewisse Mittelstellung zwischen den Arten der vorigen und dieser Gruppe einnimmt. An den nichtblühenden Sprossen bildet sich ein einzelnes, grundständiges, stengelähnliches Laubblatt aus, welches auch wie die Stengel am Grunde von scheidenartigen Niederblättern umgeben ist; selten sind 2 solche vorhanden, und Buchenau gelang es durch Kultur der Pflanze in fruchtbarer Gartenerde, die vorhandene Anlage eines zweiten Blattes so weit zur Entwickelung zu bringen, daß es mehrere cm aus den Niederblättern hervorragte (23, S. 15; 6, Fig. 6—10). Die Mittelstellung dieser Art macht sich auch noch in den anatomischen Verhältnissen (Fig. 67, 2—6) des Blattes bemerkbar: während die meisten zu dieser Gruppe gehörigen Arten entsprechend der äußeren, stengelähnlichen Ausgestaltung der Blätter auch anatomisch in beiden Organen ganz den gleichen Bau aufweisen, hat *J. Jacquini*, wie es ähnlich auch bei *J. alpinus* und *J. supinus* der Fall ist, am Grunde jedes Blattes, ehe der völlig stengelähnliche Bau beginnt, auf der organischen Oberseite des Blattes eine kleine Rinne, in der noch die bei den Arten der vorigen Gruppe beschriebenen und

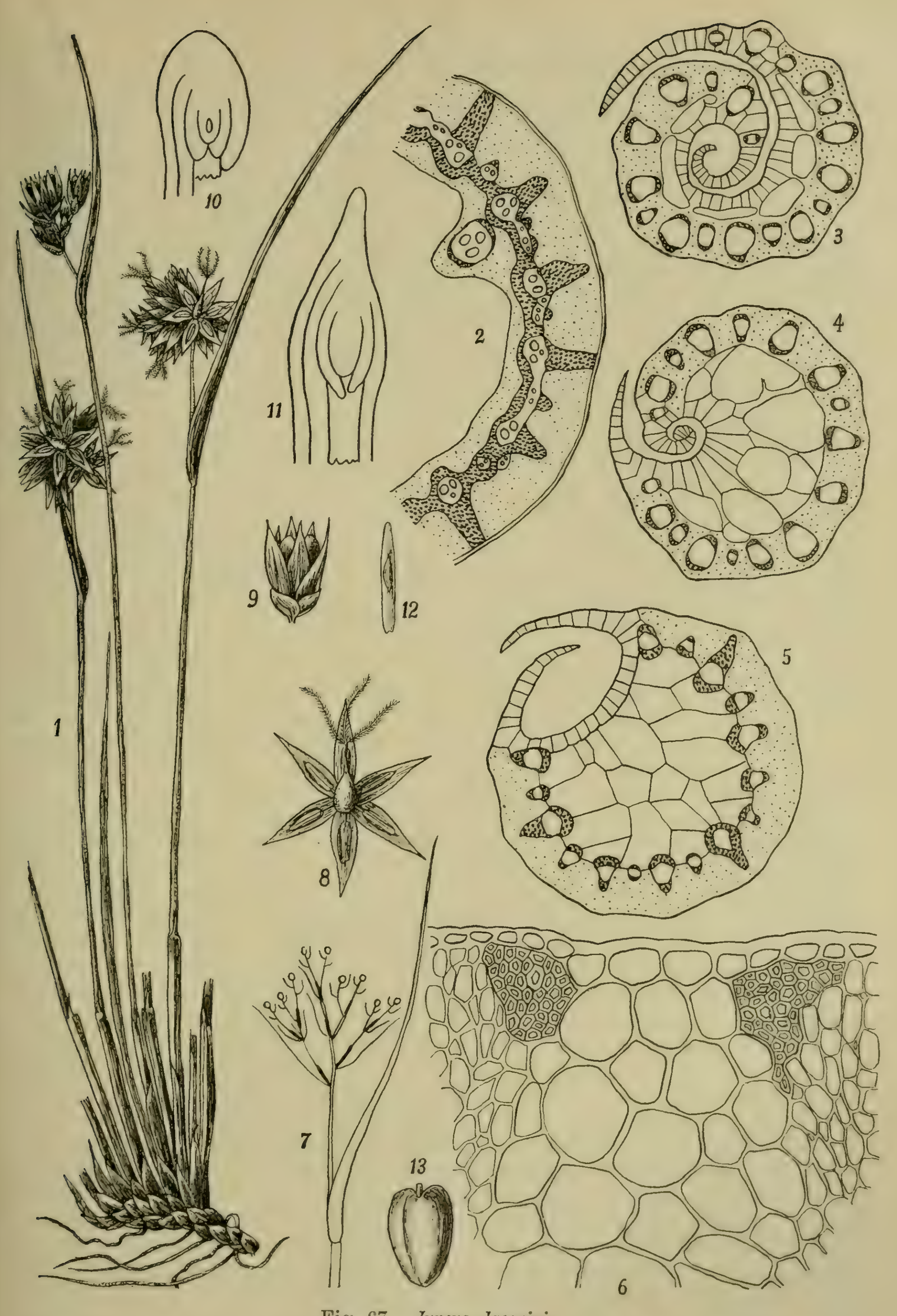


Fig. 67. *Juncus Jacquini.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Stengel-Querschnitt, 55 : 1. 3—5 Serienschnitte durch die unterste Basis der Laubblätter (sterilen Stengel); sie zeigen die Entwicklung von der Scheide zum stengelähnlichen Laubblatt, ca. 50 : 1. 6 Gelenkzellen in der Spreite mit angrenzenden subepidermalen Bastbündeln, 260 : 1. 7 schematisierter Blütenstand. 8 Blüte, 9 Frucht; vergr. 10 Samenanlage am Tage der Blüte, 11 am zweiten Tage nachher; Beginn der Ausbildung des feilspanähnlichen Samens, vergr. 12 Samen, vergr. 13 Fruchtkapsel, vergr. (1, 8, 9, 12, 13 nach Reichenbach, 2 6 nach Blau, 7, 10, 11 nach Buchenau.)

abgebildeten blasenförmigen Zellen zu finden sind, die auch seitlich von 2 Sklerenchymbündeln begleitet werden, den ursprünglichen Blattrandbündeln.

Der Blütenstand steht meist aufrecht oder fast aufrecht, bei der wenig typischen Ausbildung des Stengelblattes als „Fortsatz“ des Stengels ist er meist nur wenig zur Seite gedrückt; in der Achsel des Stengelblattes befindet sich meist keine Knospe, selten entsteht dort ein kleiner seitlicher Blütenstand (var. *biceps* Beck). Die meist 8—12 Blüten bilden ein Scheinköpfchen; dieses beginnt zunächst mit Hochblättern, von denen die unteren hellbraun sind, die oberen die tief dunkelbraune Färbung der Kelchblätter zeigen. Die Hauptachse des Blütenstandes hat kurze Internodien, ist zickzackförmig hin und her gebogen und besitzt meist 4 Zweige, von denen die unteren sich aus der Achsel eines Zwischenblattes wieder verzweigen; die oberen haben außer ihrem grundständigen Blatte nur die beiden Vorblätter der Blüte und schließen dann mit der Blüte ab (Fig. 67, 7). Alle Blüten stehen fast in gleicher Höhe, so daß der Blütenstand fast doldig erscheint. Bei dieser Art fällt ein äußeres Perigonblatt über das untere Vorblatt, diese letzteren sind breit-eiförmig, gestutzt und kurz (7, S. 417).

Die Blüten sind verhältnismäßig groß, meist 5—6 mm lang (Fig. 67, 8). Die lanzettlich-pfriemförmigen Perigonblätter sind zugespitzt und etwa gleichlang oder die inneren sind etwas kürzer (!); auffällig ist ihre dunkle, fast schwarz-kastanienbraune Farbe, in der Mitte sind sie mitunter von einem hellkastanienbraunen Mittelstreifen durchzogen. Staubblätter sind stets 6 vorhanden, sie sind etwa halb so lang als die äußeren Perigonblätter, ihre Staubbeutel linealisch und mehrmals länger als die am Grunde verbreiterten Staubfäden. Der Griffel ist ziemlich lang, unterwärts grün gefärbt, oberwärts purpurn und trägt dort die sehr verlängerten, aufrechten, purpurnen Narben. Während der Blütezeit, die meist vom Juli bis Oktober reicht, sind ausgeprägte Pulse zu beobachten. Bereits am Abend vor dem Öffnen der Blüten sieht man die dann korkzieherartig gewundenen roten Narben, die durch die langen, weißen, sammtartigen Papillen rosenrot erscheinen, aus der Spitze des Perigons hervorschimmern. Am frühen Morgen entrollen sie sich. Gegen 8 Uhr beginnt das Perigon sich zu öffnen und ist am Mittag sternförmig ausgebreitet. Bis jetzt dauert das weibliche Stadium, dann erst beginnen die Staubblätter aufzuspringen. Gegen 5 oder 6 Uhr nachmittags ist der Pollen entleert und die Turgeszenz in der Blüte läßt nach. Spät abends oder während der Nacht schließt sich die Blüte wieder (22, S. 390). Als Schwellkörper fungieren die untersten Partien der Staubfäden; ihre turgeszierenden Zellen treten wie helle, glänzende Bläschen hervor und erscheinen dadurch wohl geeignet, Insekten anzulocken, überhaupt scheinen die Farbenkontraste in den großen Blüten auf eine Anpassung zur Insektenbestäubung hinzudeuten. Einzelne Blüten öffneten sich erst am Nachmittag.

Sehr auffällig ist das Verhalten der Samenanlage bei dieser Pflanze (19, t. 1, Fig. 10, 11). Während des Tages, an dem die Blüte geöffnet ist, sind die Integumente an der Spitze weit geöffnet, am nächsten Tage schließt sich das innere Integument und läßt nur einen schmalen Mikropylekanal offen. Am Tage darauf verlängert sich das äußere Integument und schiebt sich röhrenförmig vor, während am Grunde der Samenanlage sich ein spitzer, kegelförmiger Fortsatz bildet (Fig. 67, 10 u. 11), hierdurch kommt schon ganz in der Jugend die charakteristische, feilspanförmige Gestalt des Samens zustande.

Die Frucht (Fig. 67, 9 u. 13) ist eiförmig, dreiseitig, an der Spitze gestutzt, dort fast dreilappig und mehr oder weniger stachelspitzig; ihre Farbe ist glänzend hellkastanienbraun. In der Länge erreicht sie nicht die der Perigonblätter. Die Samen (Fig. 67, 12) sind auffällig groß, etwa 2 mm lang, mit länglichem, hellrotbraunem Nucleus, beiderseits sind sie durch ein langes, braunes bis weißes Anhängsel geschwänzt.

11. Juncus balticus Willd. Baltische Binse.

J. balticus ist eine Charakterpflanze der Dünentäler der Ostsee; wo dort der Sand zur Ruhe gekommen ist und der etwas feuchte Boden anfängt sich zu besiedeln, da spielt er eine große Rolle und ist mit einigen Kräutern meist der erste Bewohner der Fläche. Durch seine kriechenden Grundachsen vermag er bald große Kolonien zu erzeugen, die in ziemlich langen, geraden Zeilen den Sand durchziehen. Finden sich später Gehölze ein, an der Ostseeküste *Salix pomeranica* und *Hippophaës*, so vermag er auch hier in ihrem Schutze zu gedeihen und umgibt sie ringartig. Auch wenn der Boden dichter bedeckt, wenn also die sandige Strandwiese auf ihm entstanden ist, bleibt die Art ein Bestandteil dieser Formation und paßt sich in den Rasen der übrigen Pflanzen hinein, eine Fähigkeit, die nicht allzuvielen Bewohnern offener Orte zukommt. Nur selten verläßt er den Strand und wandert ins Binnenland, aber auch dann, wie bei Tilsit und Ragnit, nur auf wenige Meilen. Auffällig ist, daß er anscheinend an den ungewöhnlichen Stellen eher zur Bildung von Bastarden neigt (mit *J. filiformis* und *J. effusus*) als am Strande. Außerhalb der Ostseeküste ist *J. balticus* überhaupt sehr selten, an der Küste der Nordsee findet er sich nur auf der Insel Borkum und auf einigen der nicht zum Gebiete gehörenden westfriesischen Inseln. — Weiter ist er in Dänemark, auf der skandinavischen Halbinsel und im nördlichen Rußland, auf den britischen Inseln und nordwärts bis zu den Fär-Öer verbreitet. Außerhalb Europas ist die typische Form in Amerika in Oregon und Nevada, sowie in Patagonien und in Neukaledonien vertreten; andere abweichende, von Buchenau (23, S. 144 ff.) hierher gezogene Formen kommen namentlich in Amerika und zwar sowohl in Nord- als in Südamerika vor (ein vielgestaltiger Formenschwarm erstreckt sich längs der Kordilleren), dann aber auch in Japan, so daß die Art im größten Teil der Erdoberfläche heimisch ist, aber fast nirgends auf große Strecken zusammenhängende Areale bewohnt.

Die Keimung dieser Art ist von Raunkiaer eingehend untersucht und beschrieben worden (**154**, S. 416, 417 und Fig. 68, 6—8); sie gleicht im wesentlichen den S. 87 beschriebenen Vorgängen. Bei der nur schwachen Befestigung durch den einfachen Kranz von Wurzelhaaren an der primären Wurzel ist es verständlich, daß sich die Pflanze stets nur in so geringer Zahl an den Standorten ansiedelt; ich habe bei meinen zahlreichen Besuchen dieser Pflanze viel auf Sämlinge und junge Pflanzen geachtet, aber sie höchstens in äußerst geringer Zahl beobachtet. Das ist auch der Grund, weshalb an den Fundorten die einzelne Pflanze wohl größere Strecken überziehen kann, die Individuen aber meist nur in beschränkter Zahl vorhanden sind. Im Sandboden ist die Befestigung der Keimlinge eine ungenügende, ein geringer Grad von Lufttrocknis läßt sie mit den Sandkörnern losgelöst werden und so entwickeln sich trotz der großen Zahl der erzeugten Samen nur wenige.

Die Wurzeln sind derb und fest, oft vielfach hin- und hergebogen und reichlich mit Wurzelhaaren besetzt, sie halten die Pflanze so fest, daß beim Ausreißen meist die Grundachse spaltet. — Die Grundachse kriecht meist ziemlich weit und besitzt deutliche bis über 1 cm verlängerte Stengelglieder; nach dem zweiten Niederblatte beginnt der Stengel sich aufzurichten. In der Achsel dieses Blattes steht die Hauptfortsetzungsknospe der Grundachse, die Mutterknospe für die nächste Sproßgeneration (Fig. 68, 1). Das nächsthöhere Blatt trägt gleichfalls meist eine Knospe, aus ihr wachsen meist nach einer Reihe von Generationen, hin und wieder aber, besonders bei jungen, auf kahlem Boden kräftig aufwachsenden Pflanzen, auch bei aufeinander folgenden Generationen, Erneuerungssprosse hervor, die als Ersatzsprosse dienen können, meist aber die ausgiebige Verzweigung und reichliche vegetative Vermehrung besorgen. Die nächsten

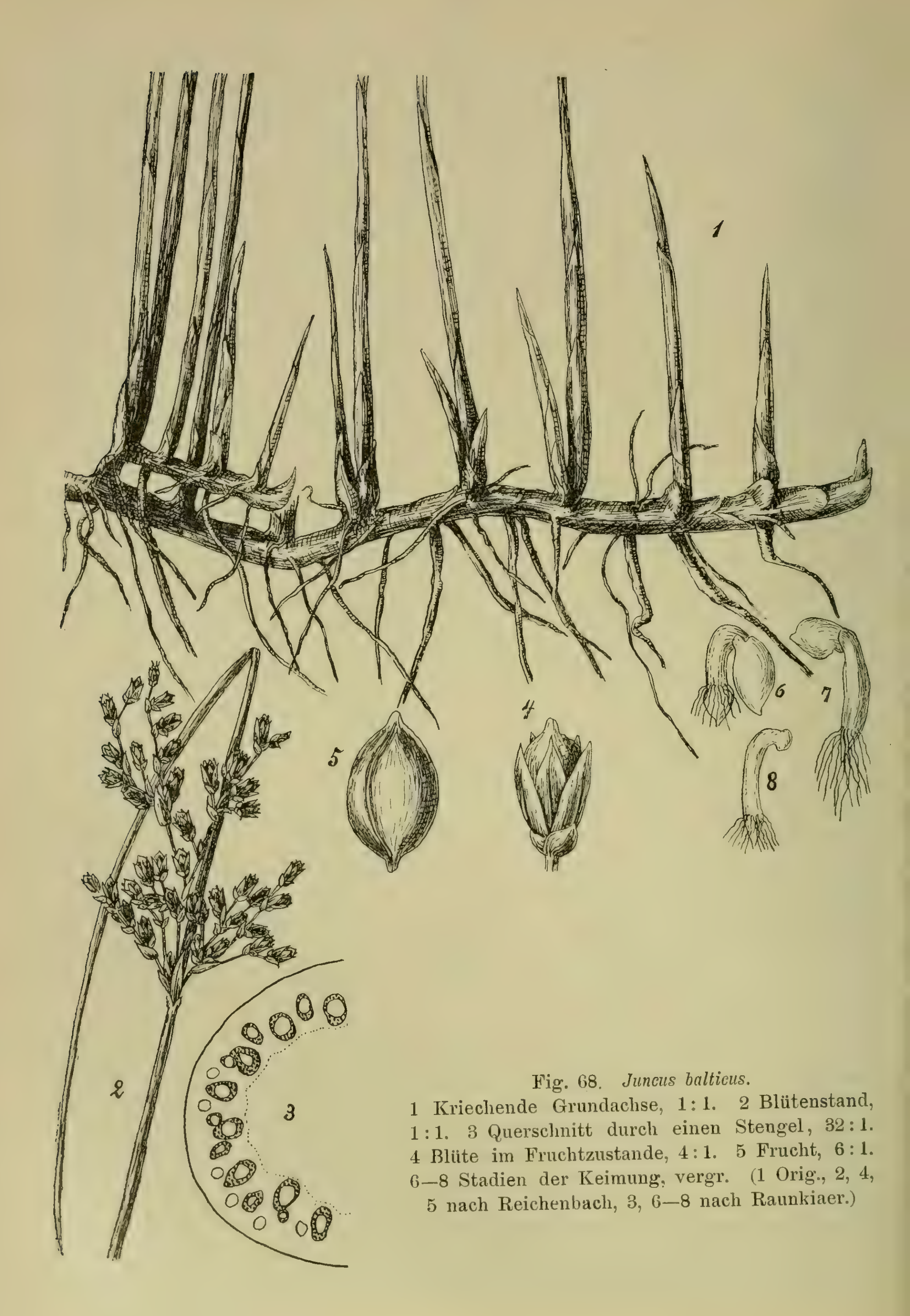


Fig. 68. *Juncus balticus.*
1 Kriechende Grundachse, 1:1. 2 Blütenstand, 1:1. 3 Querschnitt durch einen Stengel, 32:1. 4 Blüte im Fruchtzustande, 4:1. 5 Frucht, 6:1. 6—8 Stadien der Keimung, vergr. (1 Orig., 2, 4, 5 nach Reichenbach, 3, 6—8 nach Raunkiaer.)

Niederblätter sind immer mehr verlängert, zu einer Ausbildung von Blattspreiten kommt es aber selbst bei den obersten scheidenartigen Blättern nicht. Nach Raunkiaer (**154**, S. 390) sind fast stets 7—8 Niederblätter an jeder Sproß-generation vorhanden. Die grundständigen Laubblätter („nicht blühende Stengel") sind insofern bemerkenswert, als von der bei *J. Jacquini* noch deutlich zu unterscheidenden Ober- und Unterseite an ihrem Grunde nichts mehr zu erkennen ist; auch die Anatomie ist völlig stengelähnlich bis zum Grunde herab, selbst von den blasenförmig vergrößerten Zellen ist nichts mehr zu sehen. Die scheidenartigen Niederblätter besitzen eine gelbe bis gelbbraune Farbe und sind, namentlich die unteren, lebhaft glänzend, wie lackiert, ein sehr gutes Merkmal zum Erkennen der Art. — Die Länge der Grundachsenglieder und damit die Entfernung der einzelnen aufrechten Blätter voneinander ist recht wechselnd, besonders bei außereuropäischen Formen; sie kann sich so weit verringern, daß die Pflanze ganz dicht rasenbildend wird und sich polsterartig über die Erdoberfläche erhebt. Bei uns finden sich Formen mit verkürzten Stengelgliedern ziemlich selten, aber doch hie und da; meist sind solche Pflanzen im ganzen schwächlich ausgebildet (var. *pseudo-inundatus* A. u. G.).

Der Stengel steht meist starr aufrecht, ist oberwärts aber schlaffer und meist übergebogen, meist 25 bis über 70 cm hoch; wie auch bei anderen Arten finden sich selten Formen mit spiralig gewundenem Stengel (monstr. *spiralis* A. u. G.), schwach gewundene Stengel sind nicht allzu selten. An seiner Oberfläche ist der Stengel ganz glatt und bleibt dies auch, nachdem er vertrocknet ist, er wird dann höchstens schwach runzelig. Der Grund dafür liegt im anatomischen Bau (Fig. 68, 3). Unter der ziemlich derben Epidermis ist ein ununterbrochenes, grünes Rindenparenchym ohne jede mechanischen Bündel angelagert, an das sich nach innen zwei meist ziemlich unregelmäßig ausgebildete Kreise von Gefäßbündeln anschließen. Der äußere Kreis, zwischen dem die mit ihm alternierenden Gefäßbündel des inneren Kreises vorspringen, besteht meist aus kleinen Gefäßbündeln, von denen jedes gewöhnlich völlig getrennt in das Parenchym eingelagert ist; seltener legt sich ein kleineres einem größeren an. Alle sind mit einer Scheide von derben mechanischen Elementen umgeben. Zwischen dem Kranze der Gefäßbündel und der Rinde ist öfter ein Kranz ziemlich kleiner Luftgänge eingelagert, der aber auch fehlen kann. Wegen der Isolierung der Gefäßbündel ist ein mechanischer Ring, wie bei den vorher besprochenen Arten, nicht ausgebildet; nach Schwendener (58, S. 93), der die Art zum Repräsentanten seines *Juncus-balticus*-Typus macht, ist aber für genügende mechanische Festigkeit durch verhältnismäßig starke Verdickung der zwischen den Gefäß-Bündeln liegenden parenchymatischen Zellen gesorgt, so daß die Pflanze eine gewisse Übergangsform zum *Luzula*-Typus darstellt. Das Mark ist bei *J. balticus* einigermaßen wechselnd, bei unseren heimischen Formen ist es unregelmäßig strahlenförmig gebaut (23, S. 20, 144). Durch die Dehnung des Stengels beim Wachstum werden die einzelnen Markzellen auseinandergezogen, die Interzellularräume springen allmählich immer tiefer in die Zellen vor und dadurch erhalten diese ihre sternförmige Gestalt. Je regelmäßiger die Verbindung der einzelnen Zellen mit den Nachbarwänden war, desto regelmäßiger wird auch die Sternbildung. Auf dem Längsschnitt zeigt sich das Mark unterbrochen. — An der Spitze trägt der Stengel ein einzelnes, ihn meist gerade fortsetzendes Hüllblatt, welches den Blütenstand meist völlig zur Seite drückt.

Der Blütenstand ist ziemlich locker, er besitzt meist ziemlich verlängerte Äste und ist mehr- bis vielblütig (Fig. 68, 2). Die Spirre ist meist deutlich büschelförmig gestaltet, mit regelmäßig verteilten Ästen und starker Verkürzung der untersten Stengelglieder. Die Hochblätter im Blütenstande sind sämtlich häutig, die Vorblätter der Blüten breit-eiförmig, gestutzt, ziemlich groß, daher

deutlich sichtbar. — Die Blüten selbst sind meist 3—4, selten bis zu 5 mm lang, eine Anzahl von ihnen, meist die der letzten Auszweigungen, sind lang gestielt, mitunter, namentlich bei kleineren, wenig verzweigten und lockeren Blütenständen, haben alle ziemlich lange Stiele (die Gestaltung ändert sicher mit den Belichtungsverhältnissen u. s. w. ab). Die Perigonblätter haben eine sehr charakteristische, rotbraune bis kastanienbraune Färbung, der Mittelstreifen ist grün, am Rande sind sie breit weiß-hautrandig. Durch die Farbenkontraste des rotbraun, grün und weiß werden die Blüten namentlich bei hellem Sonnenschein sehr auffällig, besonders wenn in einem Blütenstande eine größere Zahl geöffnet ist; ich sah mehrfach Insekten, Fliegen und kleine Falter, an ihnen sitzen. Die äußeren Perigonblätter sind lanzettlich, spitz, die inneren breiter, von eiförmig lanzettlicher Gestalt, stumpflich und mit breiterem Hautrande versehen. Staubblätter sind wohl stets in der 6-Zahl vorhanden, bei unserer einheimischen Rasse (var. *europaeus* Engelm.) sind sie nur etwa halb so lang als die äußeren Perigonblätter. Die weißlichen Staubfäden, die sich auch von den dunklen Perigonblättern abheben, haben einen verbreiterten Grund und sind aus diesem linealisch-verschmälert. Die linealischen Staubbeutel sind gelblich gefärbt und bei der einheimischen Rasse etwas länger bis doppelt so lang als die Staubfäden. Das Längenverhältnis der Staubfäden, Staubbeutel und Perigonblätter zu einander ist bei den außereuropäischen Rassen von unseren mehr oder weniger stark abweichend.

Zur Blütezeit, die hauptsächlich vom Juni bis zum August sich erstreckt (vereinzelte Blüten finden sich bis zum Herbst), lassen sich nach Buchenau (22, S. 381) ausgezeichnet Pulse (s. S. 92) beobachten. Geöffnete Blüten finden sich nur an verhältnismäßig wenigen Tagen, dann aber meist in großer Zahl. Die Länge der Zwischenräume, in denen geöffnete Blüten fehlen, ist je nach der Witterungslage verschieden, bei gutem, klarem, warmem Wetter sind sie kurz, bei ungünstigem Wetter wurden sie bis zur Länge von 24 Tagen beobachtet. Am Vormittag entrollen sich die Narben korkzieherförmig und das Perigon öffnet sich weit, so daß die Perigonblätter sternförmig abstehen, der Öffnungswinkel beträgt 150—180° und selbst etwas darüber. In diesem weiblichen Zustande verharrt die Blüte etwa 2—3 Stunden, dann springen nacheinander die Staubbeutel auf. Wenn die Sonne am Nachmittag zu sinken beginnt oder bei Eintritt der Dämmerung schließen sich die Blüten wieder.

Die Frucht erreicht bei uns fast stets eine Länge, daß sie die Perigonblätter etwas überragt, sie besitzt eine charakteristische, eiförmige Gestalt, ist dabei im Querschnitt deutlich dreiseitig, spitz und kurz stachelspitzig (Fig. 68, 4, 5), ihre Färbung ist bei völliger Reife glänzend kastanienbraun oder gelbbraun. Auch dadurch wird die Pflanze sehr auffällig. Die großen Samen sind rotbraun oder etwas grau, und besitzen keine Anghängsel.

12. Juncus arcticus Willd. Arktische Binse.

In der Tracht ist *J. arcticus* einer Kümmerform der vorigen Art nicht unähnlich, wurde deshalb auch von einigen Schriftstellern mit ihr vereinigt; aber schon sein Vorkommen ist ein absolut abweichendes, abgesehen von zahlreichen morphologischen Verschiedenheiten. Er wächst an feuchten Orten, auf grasigen Plätzen, zwischen Steinen u. ä., und zwar bei uns nur in einem Teile der Alpen. Im westlichen und mittleren Zuge derselben findet er sich zerstreut und zwar von Piemont und Savoyen bis nach Tirol und Venetien, dort erreicht er auf dem Monte La Forada in der Provinz Belluno seine Ostgrenze; er steigt in seinem Verbreitungsgebiet ziemlich hoch bis in die alpine Region, im Wallis ist er bis über 2500, in Tirol bis etwa 2200 m Höhe beobachtet worden. Außer-

halb Mitteleuropas ist die Art noch in den Pyrenäen angegeben worden, ihr Vorkommen dort ist nach Buchenau neuerdings bestätigt, sicher ist sie auch in den Abruzzen und auf dem Bithynischen Olymp beobachtet worden. Sonst bewohnt sie die nordischen Länder und zwar Grönland, Island, die skandinavische Halbinsel, das arktische Rußland und Sibirien. Die Angaben in Amerika sind wohl irrtümlich.

Die kriechende Grundachse ist der von *J. balticus* ähnlich gebaut, zwischen den einzelnen aufrechten Stengeln finden sich verlängerte, bis zu 1 cm lange Stengelglieder (Fig. 69, 1). Die schuppenförmigen Niederblätter liegen meist weniger fest an. Die Pflanze bildet lockere Rasen, mit denen sie öfter kleinere oder größere Flecke, oft sehr gleichmäßig, überzieht. Der Stengel ist starr aufrecht, und zwar meist bis zum Ansatze des Blütenstandes, er erreicht selbst an schattigeren Stellen nicht die Größe des *J. balticus*, meist ist er nur 15 bis über 20, selten bis über 30 cm hoch; auch er ist ganz glatt. Die Außenwand der Epidermiszellen ist sehr stark verdickt, etwa 3—4mal stärker als die inneren Wände, ihre radialen Längswände sind regelmäßig gewellt. Die grüne assimilierende Rinde besteht aus 3—4 Reihen von Palissadenzellen, größere Lufträume fehlen, nur unter den Spaltöffnungen finden sich kleine Atemhöhlen. Die Gefäßbündel sind z. T. denen von *J. balticus* ähnlich gebaut, die größeren von ihnen sind auch ringsum von einem Bastbelag umgeben, die kleineren haben einen Sichelbelag, der auf der Außenseite stärker ist. Durch seitliche Verschmelzung der mechanischen Elemente entsteht ein Bastzylinder. Die Zahl der Leitbündel beträgt etwa 40 bis 50, sie sind in 3 Kreisen angeordnet, so daß auch die größeren nach innen liegen (6, S. 49). Das Mark ist abweichend von dem der vorigen Art, nicht gefächert; anfangs ist es unregelmäßig und undeutlich sternförmig, später zerreißen die Zellen und das Mark wird dadurch spinnwebig, um dann schließlich bis auf einige Fetzen völlig zu verschwinden.

Die Blätter am Grunde des Stengels sind nur scheidenartig, sich gleichfalls nach oben vergrößernd, sie sind meist stumpf, selten kurz zugespitzt, ihre Farbe ist graubraun bis etwas rotbraun, aber sie sind nicht oder nur matt glänzend. Das Hüllblatt des Blütenstandes setzt den Stengel stets fast gerade fort, es

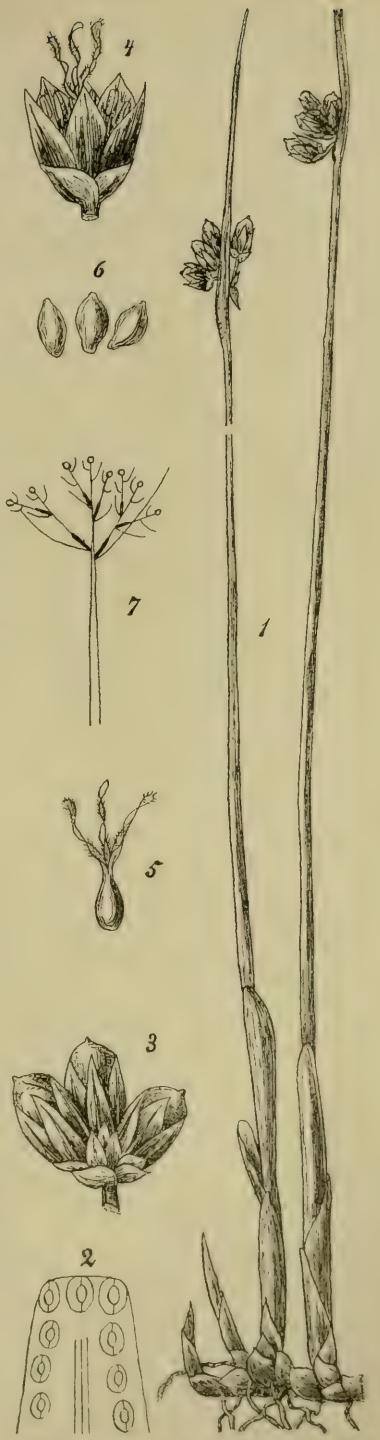


Fig. 69. *Juncus arcticus*.
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Blattspitze, vergr. 3 Blütenstand, vergr. 4 Blüte am Ende des weiblichen Zustandes, vergr. 5 Fruchtknoten mit Narben, vergr. 6 Samen, vergr. 7 Schema des Blütenstandes. (1, 3—6 nach Reichenbach, 2, 7 nach Buchenau.)

ist sehr derb gebaut und fast stechend. Die grundständigen Laubblätter an der Spitze der kurzen nichtblühenden Sprosse sind auch den Stengeln sehr ähnlich gestaltet, anatomisch sind sie (6, S. 50) durch weniger zahlreiche Spaltöffnungen ausgezeichnet. Außerdem ist an den äußeren Gefäßbündeln der Bastbelag stärker, so daß er nach der Spitze zu das Assimilationsgewebe teilweise verdrängt und verschiedentlich bis an die Epidermis reicht. Die Zahl der Leitbündel ist geringer als beim Stengel. Die Blattspitze (23, S. 16) (Fig. 69, 2) ist plötzlich abgestutzt und dort, wo die nach oben zu sich allmählich nähernden Blattränder, die ja den Bau der Blattunterseite zu zeigen pflegen, sich an der Spitze vereinigen, liegen die als Wasserspalten ausgebildeten vergrößerten Spaltöffnungen, wie sie sich ähnlich bei der Mehrzahl der Arten finden. Sie dienen der Ausgleichung einer allzustarken Wasserspannung und scheiden tropfbar flüssiges Wasser ab.

Der Blütenstand ist stets deutlich zur Seite gedrängt, dicht, daher fast kopfförmig, meist nur 2- bis 6-, selten bis 8 blütig. Seine Tragblätter sind häutig, die Vorblätter der Blüten breit-eiförmig, ganz stumpf, kastanienbraun gefärbt und hautrandig. Der morphologische Aufbau (Fig. 69, 3) gleicht dem von *J. filiformis* (vgl. unten), nur sind die Stengelglieder noch mehr verkürzt, daher die Dichtigkeit des ganzen Blütenstandes. Fig. 69, 7 stellt das Schema eines möglichst viel(8-)blütigen Blütenstandes dar. Der unterste Zweig hat 2 Seiten- und eine Endblüte (7, S. 398). Bei den Blüten fällt ein äußerer Perigonteil nach außen, also von der Achse fort, da ihnen 2 Zwischenblätter vorausgehen, ebenso wie bei den Blüten ohne Zwischenblätter.

Die Blüten (Fig. 69, 4) sind ganz kurz gestielt, höchstens die mittlere etwas länger, sie sind etwa 4—5 mm lang; ihre Perigonblätter sind kastanienbraun mit grünem Mittelstreifen und bleichem Hautrande. Die äußeren sind lanzettlich, spitz, die inneren eiförmig, stumpf und breiter berandet, aber deutlich kürzer als die äußeren. Staubblätter sind 6 vorhanden, ihre Staubfäden sind etwa so lang oder auch etwas kürzer als die Staubbeutel. Der Griffel ist ziemlich kurz, die Narben sind lang. — Zur Blütezeit, die in den Juli und August fällt, sind deutliche Pulse zu erkennen (22, S. 381), bei der Armblütigkeit des Blütenstandes blüht jeder Stengel nur an 2, seltener an 3 Tagen. Die Blüten sind zu Beginn des Aufblühens schräg nach aufwärts oder horizontal stehend (**99**, S. 6). Das weibliche Stadium tritt meist vormittags zwischen 7 und 9 Uhr ein und ist von nur 2- bis 3stündiger Dauer. Dann erst folgt das Öffnen des Perigons, welches sich flach ausbreitet und dann einen Stern von etwa 13 mm Durchmesser bildet. Die Narben sind etwa 5 mm lang und korkenzieherförmig gedreht, sie sind auseinandergespreizt (Fig. 69, 5) und rötlich gefärbt. Kurz nach dem Öffnen der Perigonblätter springen die Staubbeutel auf. Diese sind etwa 3 mm lang und hellgelb, sie erreichen die Narbe nicht. Der Öffnungswinkel der Perigonblätter beträgt zu dieser Zeit etwa 180 °. Bald nach Mittag nimmt meist die Turgeszenz der Blüten ab, die glashellen Papillen der Narben beginnen zu verschrumpfen.

Die Frucht ist länger als die Perigonblätter, besitzt eine eiförmige Gestalt, ist im Querschnitt deutlich dreiseitig und hat eine glänzende Oberfläche. Am Grunde hat sie eine gelbe Farbe, die nach oben in eine kastanienbraune übergeht, an der Spitze ist sie gestutzt und ganz kurz stachelspitzig (Fig. 69, 3). Zur Reifezeit springt die Kapsel dreiklappig auf und spreizt. Die großen Samen (Fig. 69, 6) sind rotbraun und besitzen kein Anhängsel.

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Von

DR. O. VON KIRCHNER
Professor der Botanik an der landw. Hochschule
Hohenheim.

DR. E. LOEW
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik am eidgen. Polytechnikum
Zürich.

Lieferung 13.

Band I, 3. Abteilung, Bogen 9—14: Juncaceae (Schluss), Liliaceae.

Mit 202 Einzelabbildungen in 43 Figuren.

STUTTGART 1911.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Subskriptionspreis Mk. 3.60. Einzelpreis Mk. 5.—.

13. Juncus filiformis L. Fadenförmige Binse.

Wegen ihrer wechselnden Standortsverhältnisse bietet diese Art mannigfaches Interesse. Zumeist findet man sie auf trockneren fruchtbaren Wiesen, seltener auf nassen, aber auch dort kann man sie namentlich in der Nähe von Flüssen, besonders auf Alluvialboden öfter in großen Beständen beobachten; überhaupt neigt sie dazu, an den Standorten kleinere oder größere Strecken zu überziehen. Auffallend sind die von den erwähnten sehr abweichenden Standorte auf feuchten sandigen Heiden und ähnlich wie *J. balticus* in feuchten Dünentälern. Nicht selten beobachtet man *J. filiformis* in Gesellschaft von *Erica tetralix* und anderen feuchtigkeitsliebenden Heidepflanzen. Auch gegen das alpine Klima scheint die Pflanze wenig empfindlich zu sein, denn sowohl auf Gerölle, als auch auf Alpenwiesen und Mooren steigt sie weit auf, so im Wallis bis über 2500 m, in Tirol nach Kerner sogar bis 2750 m. In den hohen Lagen findet sie sich meist in einer niedrigen, sehr abweichend aussehenden Form, wie sie ganz ähnlich auch aus dem arktischen Gebiete bekannt geworden ist; Fries hat sie als var. *pusillus* beschrieben. — Im Gebiete fehlt *J. filiformis* nirgends, er ist wohl in allen Lokalfloren vertreten, wenn seine Massenverbreitung auch eine sehr ungleiche ist; so ist er z. B. in allen Heidegebieten, meist auch in der Nähe der Meere häufig, stellenweise sehr häufig, ebenso in feuchteren Lagen der Gebirge; in den trockneren Gebietsteilen mit mehr kontinentalen Klimaten wird er immer spärlicher wegen der seltener geeigneten Standorte, dort zieht er sich (nach dem Südosten zu) immer mehr in Gebirgslagen zurück. — Außerhalb Mitteleuropas ist die Pflanze durch das ganze nördliche Europa bis in die arktische Region verbreitet, auch in Westeuropa ist sie in den nördlichen Teilen in England und in Frankreich meist nicht selten, so noch in den Pyrenäen, findet sich aber bereits in Spanien sehr spärlich, ebenso ist sie auf der Italienischen und der Balkanhalbinsel nur noch auf den nördlicheren Gebirgsteilen vorhanden; nach Osten ist sie sehr weit verbreitet, durch Rußland (auch hier nach dem kontinentalen und südlichen abnehmend) und über den Kaukasus geht ihr Verbreitungsgebiet durch das ganze nördliche Asien bis zum Altai. Auch in Nordamerika ist die Art bis zu den Withe-Mountains und den Rocky-Mountains heimisch, in Südamerika wächst sie in Argentinien. Sicher ein geologisch alter Typus, mit der interessanten charakteristischen Verbreitung nur weniger Formen (vgl. *Primula farinosa* etc.).

Die Grundachse ist in ihrer Länge sehr wechselnd; während die Formen feuchtsandiger Flächen ihre Stengelglieder bis zu 6 mm oder gar bis zu 1,5 cm strecken, werden diese auf dichtem humosem oder zähem Torfboden, namentlich in hohen Lagen, sehr kurz, so daß sich die aufstrebenden Stengel mitunter völlig berühren. Im morphologischem Aufbau ist sie der von *J. balticus* ähnlich, Raunkiär (154, S. 389) hat beide deshalb als *J. filiformis*-Typus zusammengefaßt: an der verlängerten Grundachse sitzt in der Achsel des dritten Blattes die Knospe für den Vermehrungssproß, in der des zweiten Blattes die für die Fortsetzung der Grundachse (Fig. 70, 2). Der aufrechte Stengel besitzt am Grunde 5—7 scheidenartige Blätter, von denen 2 auf den Grundachsenteil, 3—5 auf das aufrechte Ende des Sprosses kommen. Die Scheidenblätter sind meist gelbbraun gefärbt, etwas glänzend oder das unterste auch rotbraun, an der Spitze sind sie stumpf und tragen dort eine Stachelspsitze; öfters hat das oberste Blatt eine rinnige kurze Spreite (154, S. 390). Je nach den Durchlüftungsverhältnissen des Bodens und der Feuchtigkeit kriecht die Grundachse einige cm im Boden oder auch ganz oberflächlich; wie weit dabei die sicher ziemlich bedeutende anatomische Veränderlichkeit geht, ist noch zu untersuchen. Ein mechanischer Ring ist nicht ausgebildet.

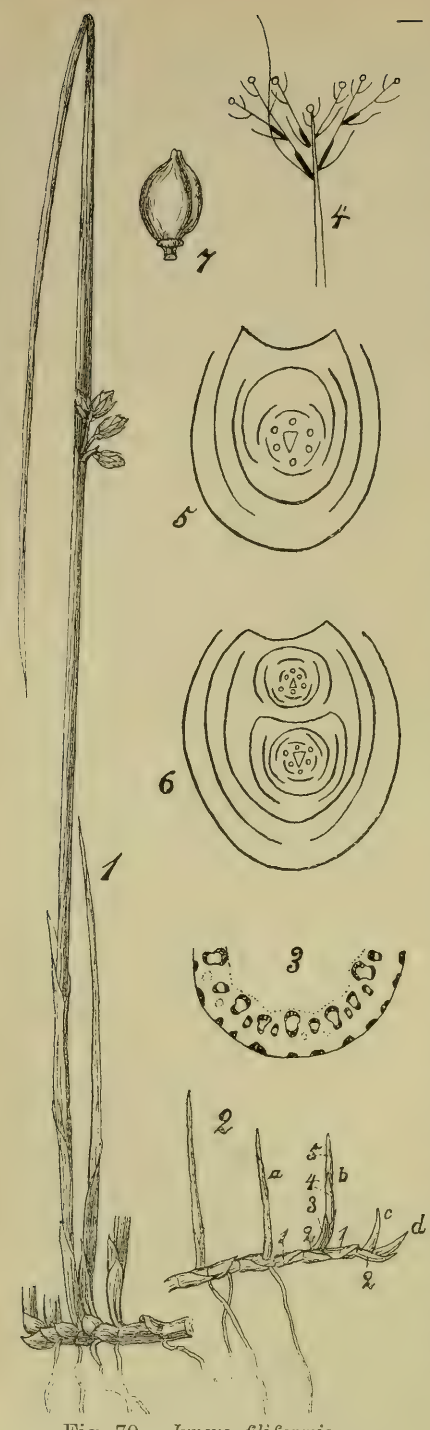


Fig. 70. *Juncus filiformis.*

1 Habitusbild; 1 : 1. 2 Spitze der kriechenden Grundachse mit den Sproßgenerationen a, b, c, daran die Nieder- und Scheidenblätter 1—5; 1 : 1. 3 Stengelquerschnitt; 32 : 1. 4 Schema des Blütenstandes. 5 Diagramm eines einblütigen Zweiges. 6 Diagramm eines verzweigten Blütenzweiges mit 4 Vorblättern. 7 Frucht, vergr. (1, 7 nach Reichenbach, 2, 3 nach Raunkiär, das übrige nach Buchenau.)

Der Stengel (Fig. 70, 1) ist aufrecht, meist ziemlich starr und gerade, selten mehr oder weniger spiralig gebogen, meist zwischen 1 und 5 dm lang. Meist ist er ganz stielrund, hie und da aber auch etwas oder deutlicher zusammengedrückt, sein Durchmesser ist gering, meist nur 1 mm, durch die subepidermalen Bastbündel erscheint er im frischen Zustande gestreift, im getrockneten stumpf gerippt. Das Mark ist spinnwebig, schwindend. — Im anatomischen Bau (Fig. 70, 3) zeigt die Pflanze einige Übereinstimmung mit *J. balticus*, die zu der Vereinigung beider als *J. filiformis*-Typus (**154**, S. 404) geführt hat. Dieser Typus hat mit *J. balticus* das gemein, daß die Gefäßbündel mit Bastbelägen versehen innerhalb des Assimilationsgewebes angeordnet sind; abweichend von ihm sind aber unter der Epidermis Bastbündel angelagert, die dem Stengel die große mechanische Steifheit verleihen, trotzdem diese Bündel (wenigstens im unteren Teile des Stengels) in keiner Verbindung mit den Bastbelägen der Gefäßbündel stehen. Die Epidermiszellen sind über den subepidermalen Bastbündeln deutlich niedriger als zwischen ihnen; auf der Flächenansicht sind sie dort regelmäßig tafelförmig, etwa 2—4 mal länger als breit, nicht unregelmäßig wie zwischen den Bastbündeln. Das Assimilationsgewebe besteht aus 3 Reihen von Palissadenzellen, die nur wenig länger als breit sind. Größere Lufträume fehlen. Die größeren Gefäßbündel sind rings von mechanischen Geweben umgeben, die kleineren mit Bastsicheln belegt, der innere Belag ist stärker. Die subepidermalen Bastbündel liegen im Radius der größeren Gefäßbündel, nur unter dem Blütenstande fehlen sie, da die Bastbeläge der Gefäßbündel dort verschmelzen und einen Bastring bilden. Die Gefäßbündel selbst sind in 3 Kreisen angeordnet und besitzen eine gutentwickelte Schutzscheide (6, S. 50). An den Spitzen der nichtblühenden Triebe befinden sich 1, seltener 2 Laubblätter.

Unter dem Blütenstande findet man 1 oder öfters 2 Hüllblütter, das untere von beiden steht dann starr aufrecht und setzt den Stengel scheinbar fort; es ist sehr lang und meist etwas schlaff. Das obere Hüllblatt wird bis 3 cm lang und

steht meist aufrecht ab. Durch das untere Hüllblatt ist der Blütenstand deutlich zur Seite gedrückt, er besitzt einige bis etwa 1 cm lange Äste und ist meist ziemlich locker, er trägt 6—7 (sehr selten mehr) Blüten. An den Ästen sitzen häutige Tragblätter, unter den Blüten kleine eiförmig-lanzettliche stumpfe Vorblätter. Nach Buchenau (7, S. 397) zeigt der Blütenstand dieser Art (wie auch der von *J. arcticus*) den höchsten Grad von Vereinfachung, welche bei den nach dem Schema von *J. glaucus* gebauten vorkommt und ist gerade deshalb besonders instruktiv (Fig. 70, 4—6). Die Hauptachse hat 4 Zweige und wird dann durch eine Endblüte abgeschlossen. Die beiden untersten Zweige besitzen ein Zwischenblatt ehe sie durch eine Blüte abgeschlossen werden, die beiden oberen sind auf eine Blüte mit vorhergehendem Tragblatte und 2 Vorblättern reduziert. Die beiden unteren Seitenblüten haben hierdurch die entgegengesetzte Stellung zur Achse wie die beiden oberen; bei jenen fällt der äußere unpaare Perigonteil der Achse zu, bei diesen von der Achse weg (Fig. 70, 5 u. 6); auch an der Stellung der Hüllblätter läßt sich diese Verschiedenheit leicht wahrnehmen. Trotz der geringen Dehnung der Achsenglieder zeigt sich die Übergipfelung der oberen Teile durch die unteren auch hier deutlich. Fächel- und Sichelstellung fehlt natürlich. Selten trägt ein bis 1,5 cm verlängerter Spirrenast eine kleine 2—3 blütige Spirre (var. *prolifer* A. u. G.).

Die Blüten entwickeln sich meist im Juni und Juli, vereinzelt auch später. Sie sind etwa 3 mm lang, meist bleichgrün gefärbt oder auch strohfarben. Die linealisch-lanzettlichen Perigonblätter sind breit hautrandig. Die 6 Staubblätter haben weiße Staubfäden. Die Pulse sind in der Aufblühfolge weniger ausgesprochen als etwa bei *J. balticus* und *J. effusus*. Am Tage vor dem Aufblühen sind die prächtig purpurroten, mit glashellen Papillen besetzten, daher blaßrot erscheinenden Narbenschenkel an der Spitze der Blüte sichtbar. Gegen 5 Uhr morgens öffnet sich das Perigon, die bis dahin horizontalen Narben richten sich auf, strecken sich so, daß sie $1^1/_2$ Umläufe beschreiben und zugleich verlängern sich die Papillen beträchtlich (6, S. 38). Die Narben stehen dann auf dem kurzen Griffel aufrecht ab. Nach etwa $1—1^1/_2$ Stunden öffnen sich die Antheren nacheinander und etwa zwischen 9 und 10 Uhr ist die Blüte voll entwickelt (6, S. 38); das Perigon ist dabei auf 120—150°, selten bis auf 180° geöffnet. Meist schon zwischen 10 und 11 Uhr erhebt sich das Perigon wieder und ist um Mittag geschlossen. Der Sockel der Blüte ist schwach entwickelt, das Schwellgewebe nur am Grunde der Staubfäden (22; **169**).

Die Frucht (Fig. 70, 7) ist zumeist eine breit-eiförmige Kapsel, seltener ist sie fast kugelig, so z. B. bei der auch sonst noch durch verlängerte Grundachsen, niedrigen Stengel und 2 laubartige Hüllblätter ausgezeichneten var. *transsilvanicus* (Schur), einer Gebirgsform der Siebenbürger Berge. Die Kapsel ist bei den typischen Pflanzen kaum dreiseitig, an der Spitze ist sie gestutzt, stachelspitzig; ihre Länge ist etwa der der Perigonblätter gleich, ihre Farbe grün, grünlichbraun oder auch strohfarbig, mit glänzender Oberhaut. Die Samen sind klein, hell, rotbraun und besitzen kein Anhängsel. Wie es schon bei *J. tenuis* etc. beschrieben wurde, hat die äußere Samenhaut eine starke Neigung zur Verschleimung, und bei feuchtem Wetter quellen die Samen gallertartig aus der geöffneten Frucht (23, S. 25).

Besonderes Interesse erweckt *J. filiformis* dadurch, daß er zu den wenigen Arten gehört, die mit anderen Bastarde bilden, und zwar einen der verbreitetsten an den nordeuropäischen Küsten mit *J. balticus*, der schon 1838 als *J. inundatus* beschrieben wurde. Die Pflanze steht in ihren Merkmalen meist deutlich zwischen beiden Erzeugern und ist in der Tracht häufig schwachstengeligen Exemplaren des *J. balticus* ähnlich; die anatomische Untersuchung verrät den Bastard

aber leicht, denn *J. balticus* besitzt die bei *J. filiformis* stets ausgebildeten subepidermalen Bastbündel nicht, dagegen sind sie bei dem Bastard, wenn auch schwach, vorhanden. Die Früchte schlagen meist fehl; wenn sie sich ausbilden, sind sie breit-eiförmig.

14. Juncus effusus L. Flatter-Binse, 15. J. conglomeratus L. Knäuel-B.

Beide Arten sind sehr nahe mit einander verwandt und bilden (3, S. 442) eine Gesamtart *J. effusus*, ihre Unterschiede liegen (vergl. unten) in dem anatomischen Verhalten des Stengels, im Blütenstande und in der Kapselgestalt.

J. effusus (Fig. 71, 1), im Volke allgemein als Binse oder Biese bekannt, besitzt in allen europäischen Sprachen eigene Namen, da seine Stengel zu Flechtarbeiten und auch zu Fußdecken, sein Mark auch zu Dochten Verwendung findet. Er ist allgemein auf feuchten Triften, in Sümpfen, an Teich- und Seerändern verbreitet, fast auf jeder Bodenart, sowohl auf Sand als auf Lehmboden zu finden, sogar auf ganz schwerem tonigen Grunde und auch auf Torf. Meist wächst er an offenen Stellen, an Ufern, oft an solchen, die während des Winters sehr vom Wellenschlage angegriffen werden. Mit seinen derben Wurzeln sitzt er dort sehr fest und mit seinen zahlreichen Stengeln fängt er Sand und Schlamm, wird deshalb schwerer losgerissen als die meisten anderen Uferpflanzen. Auf feuchtem Boden, der seiner Pflanzendecke beraubt ist, wächst die Pflanze oft sehr schnell auf; besiedelt sich das Gelände aber mit anderen ausdauernden rasenbildenden Gewächsen, so wird sie bald unterdrückt und verschwindet oder wird schwach, seltener bleibt sie an nassen sumpfigen Stellen auch dann herrschend. Dabei ändert sie dann aber sehr ihre Tracht; während sie an freien Stellen nach allen Richtungen borstlich abstehende Stengel treibt, wird sie dann lockerer und hat weniger und parallel aufrecht stehende Stengel. Auch an schattigen Orten erhält sie eine ähnliche Tracht.

Im ganzen Gebiete ist *J. effusus* nirgends selten, auch auf den dem Meeresklima am stärksten ausgesetzten Nordseeinseln fehlt er nicht, in den Alpen steigt er bis zu 1500 oder gar bis 1700 m auf. Auch außerhalb des Gebietes ist die Art nicht selten, sie ist über alle 5 Erdteile verbreitet.

Die Wurzeln von *J. effusus* sind sehr derb und zähe, ihre mechanischen Zellen stark verdickt. Neben geraden strähnigen Wurzeln sind hin- und hergebogene, die Pflanze fest verankernde vorhanden. Die Grundachse kriecht kurz, sie hat meist sehr kurze und im lockeren nährstoffreichen Boden mitunter wenig verlängerte Stengelglieder; an jeder Pflanze ist sie aus zahlreichen Grundachsengenerationen sympodial zusammengesetzt. In der Achsel des 2. Blattes steht der Fortsetzungssproß. Bei der Kürze der Stengelglieder, die meist kürzer sind als der Stengel dick, können die aufgerichteten Stengelspitzen nicht hintereinander stehen, sondern müssen seitlich orientiert werden. So kommt (in der gerade fortschreitenden Linie des kriechenden Rhizoms gedacht) immer ein Sproß links, der andere rechts, der dritte wieder links zu stehen u. s. f. In der Achsel des 3. Blattes einer jeden Sproßgeneration steht eine Knospe für den Vermehrungssproß; von diesen kommt meist sehr bald eine große Zahl zur Entwickelung, indem sie sich zu einer ihrer Ursprungsachse ähnlichen Grundachse ausbilden. Dies führt zu einer schnellen Kräftigung der jungen Pflanze und dem dicht rasenförmigen Wuchs.

Der Stengel trägt am Grunde meist 5—8 scheidenartige Blätter, die rotbraun bis braun, selten schwarzbraun (var. *atratus* A. u. G.) gefärbt sind; sie sind matt, seltener mehr oder weniger glänzend. Meist liegen sie dem Stengel eng an, seltener sind die oberen schwach aufgeblasen und locker; gewöhnlich sind alle oberen stumpf, das oberste aber spitz, hie und da trägt dies eine kurze

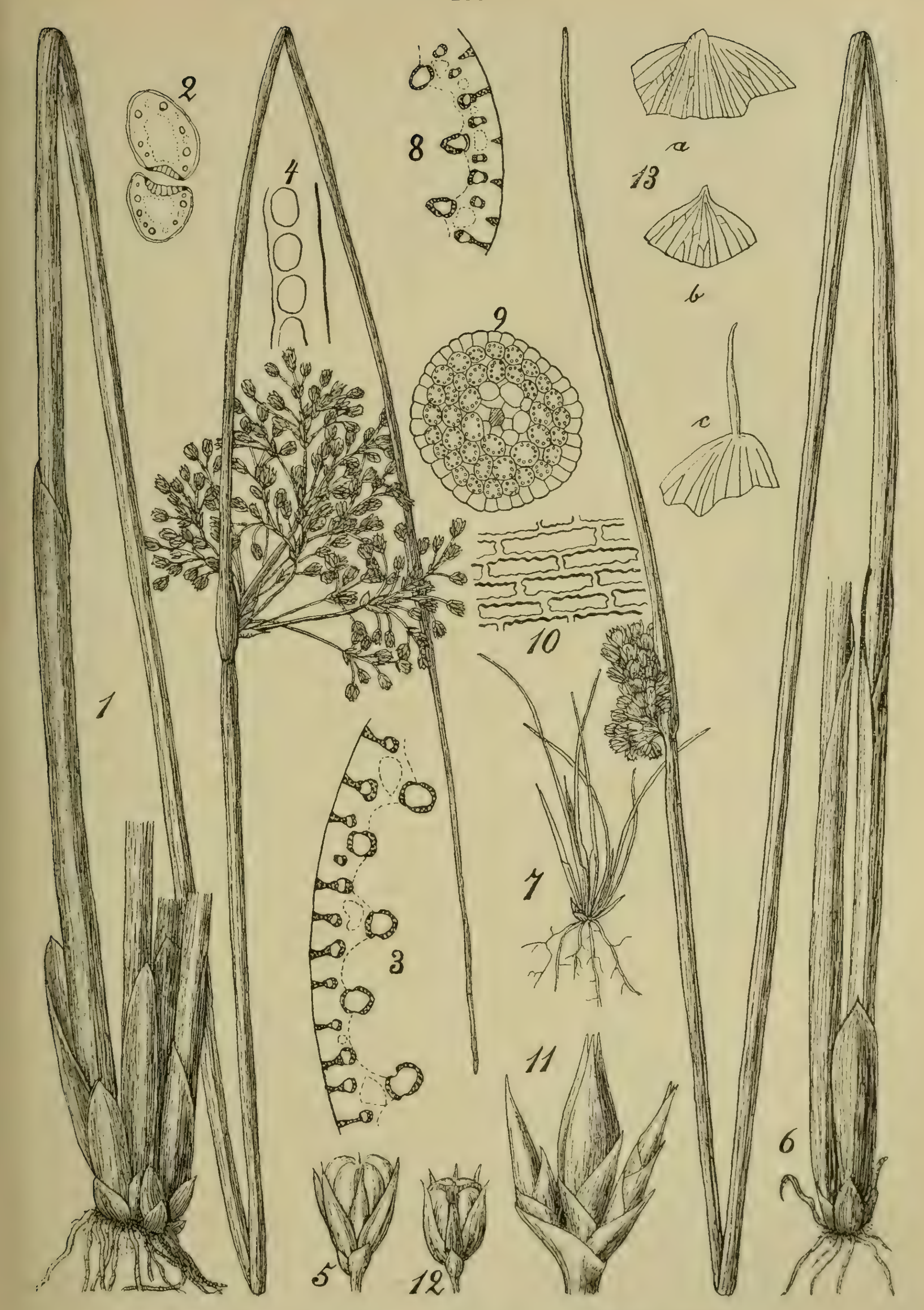


Fig. 71. *Juncus effusus* (1—5) und *J. conglomeratus* (6—12).

1 Habitusbild. 2 Querschnitte durch das 2. und 3. Blatt einer Keimpflanze (vergr.). 3 Stengelquerschnitt, 32: 1; 4 Querschnitt der Epidermis. 5 Frucht. — 6 Habitusbild. 7 Keimpflanze. 8 Stengelquerschnitt, 32: 1; 9 Querschnitt durch ein Keimblatt, 190: 1. 10 Epidermiszellen. 11 Dreiblütiger Zweig des Blütenstandes mit den Hochblättern. 12 Frucht. 13 Niederblätter, vergr. (1, 5, 6, 12 nach Reichenbach; 4, 10 nach Blau; das übrige nach Raunkiär).

spreitenartige borstliche Spitze (so besonders bei jungen Pflanzen.) Die Rollung der Blattscheiden fand Irmisch (40, S. 57) mit sehr wenigen Ausnahmen an einem Sprosse entweder durchweg nach links oder durchweg nach rechts gehend und durchaus nicht in Alternation, wie es bei den Gräsern normal ist. Ebenso verhält sich auch *J. conglomeratus* und *J. glaucus*. Die drei oberen Scheidenblätter, die den Stengel am Grunde umgeben, enthalten in ihrer Achsel keine Knospe. Die Länge des Stengels ist recht veränderlich, meist variiert sie zwischen 3 und 12 dm, selten beträgt sie nur etwa 1 dm. Gewöhnlich ist er, wie bemerkt, starr und gerade, hie und da findet er sich auch gebogen; diese Biegung kann bis zur völlig sprungfederartigen Windung gehen (var. *spiralis* der Gärten.)

Die anatomischen Verhältnisse sind in der Regel folgende: Die Epidermis des Stengels (Fig. 71, 4) besitzt stark verdickte Außenwände, die etwa 3 mal dicker als die inneren sind, auf den subepidermalen Bündeln sind sie etwa 3 mal länger als breit; die radialen Längswände sind regelmäßig und stark gewellt, so daß porenartige Erscheinungen entstehen. Die Palissadenzellen sind 3—4reihig gelagert und kaum doppelt so lang als breit Im Rindengewebe befinden sich vom Grunde bis zur Mitte des Stengels größere Luftkanäle und zwar im Radius der größeren Leitbündel, unregelmäßig zerstreut dann noch kleinere Luftgänge (Fig. 71, 3). Die großen Bündel sind rings von Bast umgeben, der an den Seiten schwächer angelagert ist; bei den kleineren ist der Belag in Sicheln aufgelöst, der äußere Belag ist der stärkere. Unter dem Blütenstande verschmelzen die Beläge zu einem Bastzylinder. Unter der Epidermis liegen etwa 50 mechanische Bündel, die oft mit den Belägen der Gefäßbündel verschmelzen. Unter dem Blütenstande unterbleibt bei den wenigen dann noch vorhandenen subepidermalen Bündeln dieses Verschmelzen. Die Zahl der Gefäßbündel bewegt sich etwa zwischen 70 und 90, sie liegen in 3 Kreisen (6, S. 51).

Das Mark ist meist unterbrochen und fortlaufend, im anatomischem Bilde sternförmig, nur bei sehr kräftigen Formen fällt es frühzeitig zusammen, so bei hohen Schattenformen (var. *elatus* A. u. G.) und der vielleicht eine südliche Rasse darstellenden var. *fistulosus* (Guss.).

An der Spitze unterhalb des Blütenstandes trägt der Stengel nur ein einziges, den Stengel gerade oder fast gerade fortsetzendes Hüllblatt, welches in seinem Bau dem Stengel sehr ähnlich ist. Die nichtblühenden Sprosse tragen nur ein völlig stengelähnliches aufrechtes Laubblatt, welches sehr ausgeprägt die oben S. 119 erwähnte Wandelung zeigt, da bei allen älteren Pflanzen jede Spur der Flächenform, auch am Grunde, geschwunden ist. Bei einer buntblättrigen Form (var. *vittatus* Buchenau), die häufig in botanischen Gärten kultiviert wird, tritt die Blattnatur dieses sogenannten „sterilen Stengels" sowie des den Stengel scheinbar fortsetzenden Blattes hervor. Diese Pflanze besitzt an den Blattorganen einen von den Blatträndern nach oben laufenden eigelben Streifen, der an allen Stengelorganen fehlt oder nur andeutungsweise vorhanden ist (8, S. 315; 23, S. 15). Das Hüllblatt (oberhalb des Blütenstandes) und die grundständigen stengelähnlichen Blätter sind lebhaft gestreift. Eine andere bunte Form zeigt weiß oder gelb geringelte Stengel und Blätter (var. *zebrinus* A. u. G.)

Der stets deutlich zur Seite gedrängte Blütenstand besitzt meist mehr oder weniger verlängerte Äste, die häutige Tragblätter besitzen; durch die Verlängerung der Äste ist er meist locker, selten durch ihre Verkürzung dicht, fast kopfförmig (var. *compactus* Lej.), eine Form, die dem *J. conglomeratus* mitunter ähnlich wird. Der morphologische Aufbau ist nach Buchenau (7, S. 396) dem von *J. glaucus* sehr ähnlich, er ist aber weit reichlicher verzweigt: so finden sich bei ihm nicht selten mehr als 20 Zweige erster Ordnung, die untersten sind sehr stark, die mittleren schwächer verzweigt, die oberen tragen nur 1 Blüte. An

den untersten Ästen zeigen die Auszweigungen nicht selten 5 oder 6 Generationen. Mitunter tragen die unteren Spirrenäste der dann meist sehr großen und kräftigen Pflanze wieder eine kleine Spirre (var. *prolifer* Sonder); solche Formen entstehen namentlich auf sehr nährstoffreichem Schlick- und Schlammboden. Junge Pflanzen oder auch solche nährstoffarmen feuchten Sandes, wie man sie hie und da an Heidetümpeln und auf feuchten abgeplaggten Heiden trifft, haben sehr armblütige, hie und da gar nur 1—3 blütige, meist lockere, seltener dichte Blütenstände (var. *pauciflorus*). Sehr große Blütenstände, deren Spirrenäste bis zu 1 dm verlängert sein können, finden sich besonders im Gebiete der Mediterran-Flora (var. *canariensis*). An den letzten Auszweigungen sind meist außer dem adossierten Vorblatte (s. S. 90) und den Vorblättern der Blüte keine Blattorgane vorhanden (vgl. *J. glaucus*).

Die Blüten haben breit eiförmige, spitze, fast ganz häutige, meist sehr kurze Vorblätter. Die Länge der ganzen Blüte übersteigt meist 2—2,5 mm nicht. Die Perigonblätter sind lanzettlich, zugespitzt, die äußeren überragen die inneren an Länge. In der Farbe sind sie meist grün und breit hautrandig, ändern aber auch hierin beträchtlich ab; bei der oben erwähnten var. *atratus* A. u. G. sind auch die Blüten oft dunkler bis zu kastanienbraun, aber auch andere Formen sind durch diese Eigenschaft ausgezeichnet (var. *brunneus* Engelm.). Auf der anderen Seite sind auch Formen mit bleichen Blüten nicht selten, so namentlich die sehr große var. *elatus* A. u. G. Diese bleichblütigen Formen dürfen nicht verwechselt werden mit den gerade bei dieser Art nicht selten krankhaft gebleichten, steril bleibenden Blüten, wie sie ähnlich bei manchen Gräsern (*Briza* u. a.) öfter vorkommen: an dem meist kräftig entwickelten Stengel sitzt der völlig gebleichte, oft ganz weiße, bald eintrocknende Blütenstand. Die Gestalt der Perigonblätter ändert wenig ab; wenn sich auch hie und da breitere oder schlankere Formen finden; sehr verlängert sind sie bei der mediterranen oben erwähnten var. *canariensis*, selten findet man sie schwach vergrünt mit verlängerten grünen Spitzen. — Bemerkenswert sind die bei dieser Art beobachteten (15, S. 375), „gefüllten" Blüten (vgl. auch *J. squarrosus*); die Zahl der Perigonblätter ist bei diesen mehr oder weniger stark vermehrt, auch die Zahl der Hochblätter an kurzen Sprossen nimmt dabei oft stark zu. Die Staubblätter finden sich meist nur zu 3 in der Blüte, selten 4 oder 6.

Zur Blütezeit sind ausgesprochene Pulse zu bemerken (22, S. 387), so daß die Blüten eines Stengels sich nur an 2—3, höchstens 4 Tagen öffnen. Die

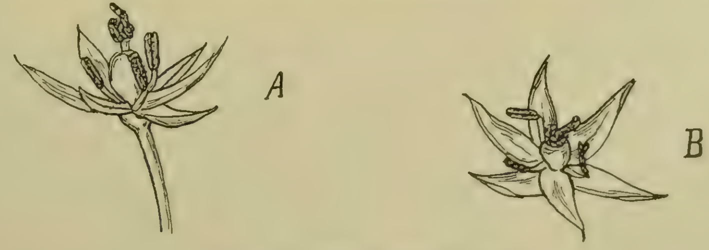


Fig. 72. *Juncus effusus*, Blüte.
A von der Seite, B von oben, beide in dem späteren männlichen Zustand; 10 : 1.
(Orig. Kirchner.)

Narben sind schon in der Knospe vollkommen entwickelt, sie bleiben aber sehr kurz, stehen auch auf kurzem Griffel und strecken sich deshalb nicht zwischen den Spitzen der Blumenblätter hervor (**169**, II. S. 171). Abends beginnen die Perigonblätter ihre Spitzen von einander zu entfernen, morgens früh entrollen

sich die Narben und die Perigonblätter beginnen weiter zu spreizen, so daß das Perigon sich bald bis auf 100—160°, selten bis auf 180° öffnet. Der weibliche Zustand dauert nicht lange (**98**, S. 75), bald, etwa von 7 Uhr an springen die Staubbeutel auf (Fig. 72) und durch die schon bei anderen Arten erwähnte Drehung (nach rechts) wird der Blütenstaub herausgedrängt, etwa gegen 10 Uhr ist die Entleerung vollendet. Wenn auch dabei eine Übertragung des Pollens durch Besucher stattfinden kann (**102**, II. S. 521), ist doch die Selbstbestäubung außerordentlich leicht und häufig, so daß A. Schulz geneigt ist, die Blüten als homogam zu betrachten; indessen ist die Protogynie doch recht ausgeprägt. Die Narben sind in der geöffneten Blüte hellpurpurn und korkzieherartig gewunden, sie sind mit weit abstehenden glashellen Papillen besetzt. Um Mittag etwa nimmt die Turgeszenz des Schwellgewebes am Blütengrunde ab, einzelne Blüten schließen sich schnell und sind bereits um 1 Uhr, die Mehrzahl ist bis etwa 3 Uhr geschlossen. Die Narben sind dann bereits verschrumpft und mißfarbig (vgl. auch **97**, S. 10). Nach Hansgirg (**62**, S. 167) sind die Blüten photo- und thermokleistogam, öffnen sich also bei zu geringem Licht oder zu geringer Wärme nicht. Auch bei Regenwetter blieben sie im Berliner Garten geschlossen.

Die Frucht ist eine verkehrt-eiförmige Kapsel, die deutlich dreiseitig ist und etwa die Länge der Perigonblätter besitzt (Fig. 71, 5). Meist ist sie rotbraun oder grünlich glänzend, seltener, wie bei der var. *brunneus* Engelm., dunkel, bis kastanienbraun; oberwärts sind auch die Früchte der gewöhnlichen Form etwas bleich-kastanienbraun. Die Kapsel ist fast stets an der Spitze eingedrückt und trägt zum Unterschiede von der nächsten Art den Griffelrest in einer Vertiefung. Von dieser Gestalt abweichende Formen kommen auch namentlich im südlichen Europa und in Asien (var. *decipiens* Buchenau) vor, bei denen der Griffelrest, mitunter sogar nur auf einem Teile der Kapseln, auf einer Erhöhung steht. Mit der Größe der Frucht ändert auch deren Gestalt mitunter nicht unwesentlich ab. Die Samen sind klein, von hellrotbrauner Färbung.

An den jungen Keimpflanzen dieser Art ist als Merkwürdigeit hervorzuheben, daß sie zunächst rinnige Laubblätter besitzen, die ja, wie bemerkt, an den erwachsenen fast stets völlig fehlen oder zu einer borstlichen Spitze verkümmert sind. Die rinnigen Laubblätter erhalten sich aber ziemlich lange, auch an den bereits wenigblütige Blütenstände erzeugenden Pflanzen sind sie zu finden, so daß die oben genannte var. *pauciflorus* Michel mindestens nicht selten nur eine Jugendform darstellt.

Bei dieser Art sind Bastarde nicht selten. Zunächst erzeugt sie in der Nähe der Küsten den bisher nur einmal beobachteten *J. balticus* × *effusus* (*J. scalovicus* A. u. G.); dieser ist dem oben S. 131 erwähnten *J. balticus* × *filiformis* in seinem anatomischen Verhalten sehr ähnlich, da er auch die subepidermalen Bastbündel besitzt, von ihm verschieden ist er aber durch die größere Dicke der Stengel, und den dichten rasenbildenden Wuchs wegen der durch die Einmischung des *J. effusus* natürlich stärker verkürzten Grundachsen. Daß ein Bastard mit *J. conglomeratus* hie und da beobachtet ist, kann bei der nahen Verwandtschaft beider nicht Wunder nehmen, der älteste der bekannten Bastarde ist aber der seit fast 100 Jahren unter dem Namen *J. diffusus* Hoppe in den Floren aufgeführte *J. effusus* × *glaucus*, der hie und da gesellig auftritt und in der Tracht zwischen beiden Erzeugern steht; von *J. effusus* unterscheidet er sich namentlich durch die dunkelbraunen bis schwarzbraunen glänzenden Blattscheiden am Stengelgrunde und den deutlich gestreiften Stengel (wegen der stärkeren subepidermalen Bündel), mit ihm gemeinsam hat er das ununterbrochene, nicht wie bei *J. glaucus* gefächerte Mark. Nach den Unter-

suchungen von Blau (6, S. 70) neigt der Bastard in seinem anatomischen Verhalten entschieden mehr dem *J. glaucus* zu.

J. conglomeratus L. z. T. (auch als *J. Leersii* Marsson bekannt) ist dem *J. effusus* zweifellos nahe verwandt, wird daher öfter mit ihm verwechselt und ist auch tatsächlich bei fehlenden Früchten nicht immer sicher von ihm zu unterscheiden (Fig. 71, 6). Als Standort liebt *J. conglomeratus* meist feuchte Triften, besonders feuchte Waldstellen und Waldschläge, auch lichte Waldränder, kurz Orte an denen vor dem Aufwachsen von Bäumen, die den Boden später dicht beschatten, hohe Gräser, namentlich dicht rasenbildende (*Aira caespitosa* u. s. w.), sich üppig entwickeln. Zwischen ihnen steht die Art einzeln oder gesellig, an Höhe mit ihnen wetteifernd; hie und da stellt sie sich auch auf feuchten Rohhumusflächen, namentlich solchen, die von *Molinia* bewohnt sind, in Mengen ein. Ebenso wie die Wurzeln dieser Art sind auch die des *J. conglomeratus* sehr zähe und helfen den Boden zäh verfilzen, so daß seine Bearbeitung, besonders die zur Aufforstung, oft außerordentlich erschwert wird.

Die Verbreitung der Art ist gleichfalls eine große, wenn auch nicht so weit wie die von *J. effusus* Durch Mittel-Europa ist sie wohl nirgends selten, sie wächst auch auf den Nordseeinseln und ist in den Alpen im Wallis bis zu 1900 m Höhe beobachtet, während in Tirol der höchste bekannte Standort sich nur in nicht ganz 1600 m Höhe befindet. Außerhalb des Gebietes ist *J. conglomeratus* durch fast ganz Europa beobachtet worden, im Norden von Norwegen kennt man ihn bis zum 69° n. Br. Außerhalb Europas bewohnt er Kleinasien, Transkaukasien und den Kaukasus, sowie den größten Teil von Sibirien; nach Süden erreicht er seine Grenze in Nord-Afrika. Die Angaben für Nord-Amerika sind unsicher. — Die Stengel dieser Art werden wegen ihrer größeren Breite lieber als die von *J. effusus* zu Flechtwerk verwandt, das Mark wird ebenso zu Dochten benutzt.

Im morphologischen Aufbau, der namentlich von Irmisch eingehend studiert worden ist (40, S. 57), ist *J. conglomeratus* dem *J. effusus* sehr ähnlich. Die Stengel sind meist kräftiger und etwas graugrün, an quelligen schattigen Waldstellen werden sie auch lebhaft bis dunkel grün (var. *umbrosus* A. u. G.), sie werden meist 3—12 dm hoch und sind etwas rauh. Auch ihr anatomischer Bau (Fig. 71, 8—10) stimmt im wesentlichen mit dem von *J. effusus* überein, doch sind nach Blau (6, S. 52) in der Nähe des Blütenstandes die subepidermalen Bündel erheblich massiver, fester und regelmäßiger angeordnet, d. h. meist im Radius größerer Gefäßbündel; dadurch kommt die charakteristische bei *J. effusus* nicht vorhandene Rillung an der Spitze des Stengels zustande. Das Mark ist deutlich sternförmig und weich, es fällt deshalb auch bei dickstengeligen Formen, besonders an schattigen Stellen (so bei der genannten var. *umbrosus* A. u. G.) frühzeitig und leicht zusammen. Die Farbe der scheidenartigen, am Stengelgrunde zusammengedrängten Blätter ist meist rotbraun bis rostrot, das oberste derselben trägt häufig eine deutliche grannenartige kurze Spreite (Fig. 71, 13).

Der Blütenstand ist gleichfalls dem von *J. effusus* ähnlich, jedoch meist mehr geknäuelt (Fig. 71, 6 u. 11), vielblütig, mit gedrängten Blüten, daher meist kugelig oder aus mehreren kugelförmigen Köpfen zusammengesetzt. Zu der Knäuelung trägt nach Buchenau (7, S. 396) die stark entwickelte Fächelstellung viel bei, 2 oder 3 auch Generationen aus den Achseln der unteren Blätter sind nicht selten; außerdem sind auch die unteren Stengelglieder im Blütenstande weniger gestreckt als bei *J. effusus*. Wenn der Blütenstand aus dem den Stengel scheinbar fortsetzenden Hüllblatte hervorbricht, sieht man deutlich, daß die Entwicklung eine rein aufsteigende ist: je tiefer ein Zweig entspringt, desto mehr ist er in seiner Entwicklung gefördert, an ihm sind auch wieder die

untersten Äste die kräftigsten und so fort. Alle Zweige sind oberseits flach gedrückt.

In der Aufblühfolge sind die Endblüten der Zweige mehr gefördert als die dazu gehörigen Seitenblüten, aber nach Buchenau ist es oft schwer, sich eine bestimmte Vorstellung von dem Gange der Folge zu machen. Ähnlich wie bei *J. effusus* öffnen sich manchmal die meisten Blüten fast gleichzeitig. Seltener sind Formen, bei denen der Blütenstand mehr oder weniger locker und dadurch dem *J. effusus* ähnlich wird, bei ihnen bleiben entweder die seitlichen Äste kurz (var. *laxus* [G. Beck]) oder der ganze Blütenstand stellt eine lockere mehr oder weniger zusammengesetze Spirre dar, an der die seitlichen Äste verlängert sind und meist wieder eine kleine Spirre tragen (var. *subuliflorus* [Drej.]); vgl. auch unten. Unter den Blüten sitzen breit-lanzettliche spitze Vorblätter. Die Blüten selbst sind etwa 3 mm lang. Die lanzettlichen Perigonblätter sind lang zugespitzt, meist rotbraun bis rostfarben, oft mit grünem Mittelstreifen, selten sind sie ganz grün mit schmalem Hautrande (var. *viridiflorus* [Buchenau]). Die äußeren Perigonblätter sind nur wenig länger als die inneren. Sonst sind die Blüten denen von *J. effusus* sehr ähnlich.

Die Frucht (Fig. 71, 12) ist meist etwa so lang wie die Perigonblätter und trägt im Unterschiede zu *J. effusus* den Griffelrest auf einer deutlichen kleinen Erhöhung; doch finden sich in demselben Blütenstande bisweilen auch Kapseln, bei denen die Erhöhung undeutlich wird; mitunter, so namentlich bei der an feuchten Orten wachsenden var. *subuliflorus* (Drej.) ist die Kapsel abgestutzt und trägt eine darauf aufgesetzte Erhöhung. Die Farbe der Frucht ist meist rotbraun, am Grunde grün, nicht selten finden sich hellere, selten aber erheblich dunklere Farben.

Auch von *J. conglomeratus* sind einige Bastarde bekannt; vielfach hat man namentlich lockerblütige Formen, oder dichtblütige des *J. effusus* für Bastarde mit der letzteren Art gehalten; der Bastard ist aber augenscheinlich viel seltener als man bei der nahen Verwandtschaft, die durch die ähnlichen morphologischen Verhältnisse ausgeprägt erscheint, annehmen sollte. Mit Sicherheit ist er nach Buchenau (19, S. 234) nur einmal beobachtet worden auf dem kahlen Boden einer Tongrube. Der fehlschlagende Pollen und Samen lassen ihn als Bastard zwischen den Erzeugern, die an gleicher Stelle wuchsen, erkennen. Die Unfruchtbarkeit stützt zugleich die Ansicht, daß beide Arten gut geschieden sind, und daß nicht die Formen mit abweichenden Blütenstandsverhältnissen (besonders var. *subuliflorus*), wie einige Forscher wollen, als verbindende Zwischenglieder anzusehen sind. — Gleichfalls selten ist *J. conglomeratus* × *glaucus* (*J. Ruhmeri* A. u. G.), der zwar auch öfter angegeben ist, aber nicht immer sicher gedeutet (19, S. 232). Er ist naturgemäß dem unter *J. effusus* genannten *J. diffusus* (S. 136), auch anatomisch, sehr ähnlich, von ihm aber durch die Form der selten zur Entwickelung gelangenden, an *J. conglomeratus* erinnernden Frucht verschieden.

16. Juncus glaucus Ehrh. Meergrüne Binse.

Ähnlich wie *J. effusus* findet sich auch *J. glaucus* an sehr verschiedenen Standorten, an feuchten Wegrändern, auf Wiesen, an Ufern u. ä., sowohl auf kahlem als auf nicht zu dicht bewachsenem Grunde, am häufigsten auf feuchtem Lehmboden, den er entschieden bevorzugt; auch gegen Salz ist er wenig empfindlich, da er auch salzhaltigen Boden bewohnt. Überhaupt scheinen starke Nährstoffkonzentrationen, auch Ansammlungen tierischer Flüssigkeiten, ihm nicht schäd-

lich zu sein, da er oft mit einigen ausgeprägten Ruderalpflanzen als letzte Blütenpflanze in die von Stall- oder Dunghaufenabwässern getränkten Stellen vordringt.

In ganz Mitteleuropa ist *J. glaucus* nicht selten; in der unmittelbaren Nähe der Nordsee behagt es ihm indessen nicht sehr, denn von den Inseln ist er nur auf Föhr bekannt. In den Alpen steigt er im Wallis nach Jaccard bis 1750 m auf, in Tirol ist er nach Sarnthein nur bis 1600 m bekannt. Außerhalb

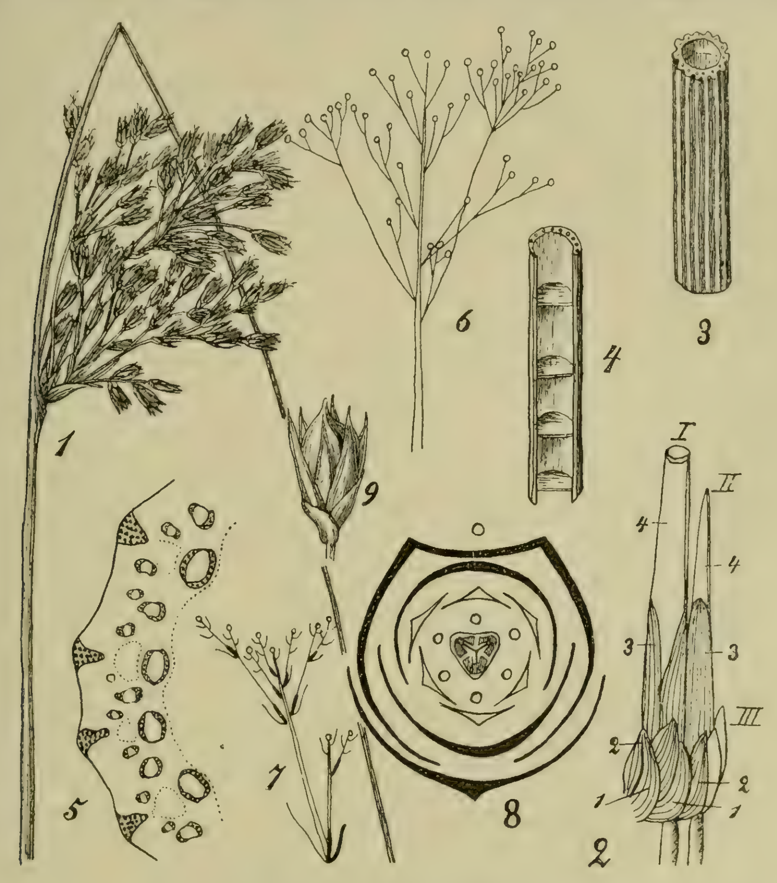


Fig. 73. *Juncus glaucus.*

1 Blütenstand; 1:1. 2 Kriechende Grundachse mit der Stellung der Blätter 1—4 an der Generation I-II; 2:1. 3 Gerippter Stengel; 5:1. 4 Quergefächertes Mark des Stengels; 5:1. 5 Querschnitt des Stengels; 32:1. 6 Schema der Blütenstandsverzweigung. 7 Seitenzweig desselben mit der Stellung der Blätter. 8 Diagramm der Blüte mit den Vorblättern. 9 Frucht, vergr. (1, 3, 4, 9 nach Reichenbach, 5 nach Raunkiär, das übrige nach Buchenau.)

des Gebietes reicht er nicht so weit nach Norden wie die vorhergehenden Arten. in Skandinavien bewohnt er nur noch das südliche Schweden, er fehlt auch schon im nördlichen Rußland. Außerhalb Europas wächst er auch in Nord-Afrika und auf den Kanarischen Inseln, in Asien ist er fast durch den ganzen Kontinent bis Ostindien und bis zur Mongolei verbreitet. Auf der südlichen Halbkugel ist er aus Süd-Afrika und von Neu-Seeland bekannt; in beiden Ländern ist er nach Buchenau (23, S. 133) wohl nur eingeschleppt, obwohl genannter Schriftsteller vom Kaplande eine eigene Varietät angibt.

Die Grundachse (Fig. 73, 2) besitzt wie bei *J. effusus* sehr kurze Stengelglieder, so daß die ganze Pflanze dicht rasenbildend ist; auch im morphologischen

Aufbau ist sie der von *J. effusus* sehr ähnlich. Auch bei ihr entspringt der die Grundachse fortsetzende Erneuerungssproß aus der Achsel des zweiten Niederblattes jeder Sproßgeneration (154, S. 391 Fig. 187; 23, S. 10 Fig. 7 B.), und die Vermehrungsknospe sitzt in der Achsel des dritten Blattes. Wegen der Kürze der Stengelglieder kommt gleichfalls ein Sproß rechts, der nächste links u. s. w. von der Hauptrichtung des Grundachsensystems zu liegen. Durch die reichliche, fast gleichzeitige Entwicklung der Vermehrungsknospen mit den Hauptachsen kommt der sehr dicht rasenförmige Wuchs zustande.

Der Stengel steht meist aufrecht, ist aber oft etwas gebogen, jedenfalls nicht so starr wie bei den vorigen Arten, seine Länge beträgt zumeist 3—9 dm, selten ist er kürzer oder erheblich länger (bis zu 1,5 m bei der mediterranen Rasse *longicornis*). Seine Farbe ist meist deutlich graugrün, sehr selten grasgrün (var. *graminicolor* T. Hy., bisher nur in Frankreich beobachtet). Meist ist der Stengel wenigstens oberwärts viel dünner und schlanker als bei den beiden vorigen Arten, dazu ist er stets an der starken Rillung erkennbar, die sich beim Drehen zwischen den Fingern leicht bemerkbar macht (Fig. 73, 3). Die Epidermis ist außen ziemlich stark verdickt, etwa 2—3 mal dicker als innen, die radialen Wände sind doppelt so dick als die Innenwände; über den subepidermalen Bastbelägen sind die Epidermiszellen bedeutend größer und stärker verdickt als zwischen ihnen, in der Flächenansicht sind sie auf den Bastbündeln regelmäßig tafelförmig, etwa 2—4 mal länger als breit, die Rillen nicht deutlich. Die Palissadenzellen liegen in 4 und mehr Reihen, sind kaum doppelt so lang als breit und ordnen sich, wie Schwendener (57, S. 86) nachwies, zu Linien des größten Druckes an. Größere Luftgänge liegen zwischen den subepidermalen Bastbündeln und den nächstinneren Gefäßbündeln, nach oben zu über der Mitte des Stengels werden sie kleiner und verschwinden schließlich. Die größeren Gefäßbündel sind rings von Bast umgeben, der bei den kleineren in Sicheln angelagert ist; der Belag ist bei den großen innen, bei den kleinen außen am stärksten (Fig. 73, 5). Nach der Spitze des Stengels vereinigen sich auch hier die Bastbeläge zu einem geschlossenen Zylinder. Der subepidermale Bast ist reichlich ausgebildet, liegt aber im Gegensatz zu *J. effusus* und *J. conglomeratus* nur über den größten Gefäßbündeln, in bis oben nahezu gleichbleibender Zahl; bis zur Mitte sind die Bastbeläge nie mit dem Bast der Gefäßbündel verschmolzen, wohl aber oben, wobei gleichzeitig die Luftgänge schwinden Die Gefäßbündel liegen in 4 Ringlagen, die größten als innerste (dem subepidermalen Bast gegenüber); zwischen den großen finden sich meist je 3, seltener 2 kleinere, alle in farblosem Parenchym, nicht wie bei den beiden vorigen Arten z. T. im Assimilationsgewebe (6, S. 53.) Das Mark bildet unregelmäßige Querlagen, wodurch der Stengel gefächert erscheint; es ist sternförmig gebaut (Fig. 73, 4; 23, S. 20). Das fächerig unterbrochene Mark läßt die Art leicht erkennen; selten ist aber eine dickstengelige Form mit nicht gefächertem, an der Peripherie von einem Kreise von größeren Luftlücken umgebenen Marke (var. *equisetosus* [Dumort.] 3, S. 448); gleichfalls selten eine Form mit ganz ununterbrochenem Mark (var. *farctus* A. u. G.). An schattigen Orten finden sich mitunter meist auch zugleich bleichblütige Formen, bei denen das Mark im ganzen Stengel oder doch im unteren Teile bald ganz zusammenfällt, so daß der Stengel dann hohl ist (var. *pallidus* Sonder).

Die erwähnte große mechanische Festigkeit des Stengels läßt ihn besonders als Flecht- und Bindematerial geeignet erscheinen und er wird deshalb auch, besonders als letzteres, dem *J. effusus* und *conglomeratus* vorgezogen.

Die am Grunde des Stengels stehenden Blätter sind bis auf das oberste meist stachelspitzig begrannt und ganz auf die Scheide reduziert; sie zeigen meist eine kastanienbraune bis schwarzbraune Färbung, werden aber nach oben

zu oft heller. Bei den stengelähnlichen grundständigen Blättern („sterilen Stengeln“) ist auch hier keine Spur der Flächenform mehr erhalten (23, S. 14): sie sind meist erheblich kürzer als die Stengel. Das den blühenden Stengel über dem Blütenstande meist gerade fortsetzende schlanke Hüllblatt ist gerade (*strictus* A. u. G.) oder häufig gebogen (var. *curvatus* A. u. G.) und drängt den Blütenstand stets deutlich zur Seite.

Der Blütenstand (Fig. 73, 1, 6, 7) besteht aus mehr oder weniger verlängerten ziemlich starren aufrechten, seltener verkürzten Ästen, er ist daher meist locker und vielblütig. In der gewöhnlichen Form erreicht die Spirre eine Länge von nicht über 5 cm, bei der mediterranen Rasse *longicornis* Bast. wird sie indessen bis über 1 dm, bei der var. *Magnagutii* A. u. G. sogar bis zu 3 dm lang, durch Verlängerung einzelner oder mehrerer Äste. Vereinzelte sehr verlängerte Äste an einigen Blütenständen finden sich auch hie und da beim Typus, sie stellen höchstens eine Spielart (*prolifer* Sonder) dar. Gedrängtblütige Formen sind ziemlich selten, es können bei ihnen mehrere Äste des Blütenstandes verlängert sein und an ihnen die Blüten gedrängt in mehreren Büscheln sitzen (var. *fasciculatus* Buchenau), oder die Äste sind verkürzt, so daß der ganze Blütenstand einen fast kugeligen Kopf darstellt, aus dem nur wenige Blüten hervorragen (var. *aggregatus* A. u. G.). Diese Form ist öfter als der oben S. 138 erwähnte Bastard der Art mit *J. conglomeratus* angesprochen worden, entbehrt aber sowohl der morphologischen als der anatomischen Merkmale eines solchen. Bei jugendlichen Pflanzen oder auch bei solchen, die an dichter bewachsenen Stellen stehen und daher schwächlich bleiben, auch bei Pflanzen, die abgemäht waren und neue Sprosse treiben mußten, bleiben die Blütenstände oft armblütig, sie tragen mitunter nicht über 10—12 Blüten (var. *oligocarpus* A. u. G.).

Der morphologische Aufbau des Blütenstandes ist bei dieser Art besonders eingehend untersucht worden (7, S. 394 ff.). Die Achsenglieder des Blütenstandes sind zunächst direkt über dem Hüllblatte völlig gestaucht. An der Hauptachse findet sich eine Reihe von Hochblättern (bei Fig. 73, 7 deren 8), sie sind ganz kurz, haben nur selten eine grüne Spitze. Die Sprosse in ihren Achseln sind nun sehr verschieden groß, die untersten sind die bei weitem stärksten, jeder übergipfelt den nächstfolgenden höheren, also auch alle höher stehenden (auf Fig. 73, 6 u. 7 sind die Hauptachsen zur Sichtbarmachung der Verhältnisse verlängert). Das zweite Stengelglied jedes Zweiges ist gestreckt, ihm folgen einige Zwischenblätter, deren Zahl von unten nach oben rasch abnimmt; so hat z. B. auf dem abgebildeten Schema der unterste Seitenzweig deren 5, der zweite 4, der dritte und vierte je 2, der fünfte und sechste je 1, die folgenden keines mehr. Die in den Achseln dieser Blätter stehenden Zweige werden meist direkt durch Blüten abgeschlossen. Dicht unter jeder Blüte stehen die häutigen breit-eiförmigen spitzen oder zugespitzten Vorblätter. Die Blüte ist zu ihnen so orientiert, daß ein äußeres Perigonblatt über das untere der beiden Vorblätter fällt (Fig. 73, 8). Ist ein Seitensproß letzter Ordnung nur auf eine Blüte beschränkt, so besitzt er nur die beiden Vorblätter, meist aber schiebt sich zwischen sie und das Hochblatt (Zwischenblatt), aus dessen Achsel der Sproß hervorging, noch ein Zwischenblatt ein, aus dessen Achsel eine etwaige weitere Verzweigung des Sprosses erfolgen würde: die Achsel trägt auch ein kleines Büschelchen verkümmernder Hochblätter. Unter den Seitenblüten der größeren Sprosse findet man deshalb meist scheinbar 3 dicht gedrängt stehende Vorblätter; die Endblüten lassen dagegen meist nur die 2 normal vorhandenen Hochblätter erkennen, es sei denn, daß ihr letzter (oberster) Seitenzweig fehlschlägt. Hiernach richtet sich die Orientierung der Blüte gegen das Ursprungsblatt (Tragblatt) des Zweiges; ist kein solch steriles Zwischenblatt vorhanden, so fällt ein äußeres Perigonblatt über das Ursprungsblatt, steht noch ein solches darunter (hat der Zweig also 4 Blätter mit dem stets vorhandenem

adossierten Vorblatte, s. S. 90), fällt es nach hinten der Ursprungsachse zu (Fig. 73, 8). Je nachdem die Zahl der Hochblätter an einem Sproß also eine gerade oder ungerade ist, ist die Stellung um 180° verschieden. Nach Buchenau und Braun[1]) kommt für die Stellung der Blüten von *Juncus* nicht ihre Beziehung zu ihrer Ursprungsachse (resp. der Ursprungsblätter ihres Zweiges) sondern der Übergangsschritt vom obersten Vorblatte zum untersten Perigonblatte in Betracht. Dieser Übergangsschritt ist bei allen *Juncaceen* derselbe, nämlich $\frac{2 + \frac{1}{2}}{3} = \frac{5}{6}$.

Für die Gestalt und das Aussehen des Blütenstandes von *J. glaucus* und seinen Verwandten ist das Verhalten des adossierten Vorblattes der stärkeren Zweige von Wichtigkeit. Während bei den meisten *Juncaceen* dieses nach hinten (zum Ursprungszweige) fallende zweikielige und zweispitzige scheidenartige Vorblatt keine Knospe in seiner Achsel entwickelt, entspringt hier aus derselben ein Zweig (Fig. 73, 7). Dieser trägt natürlich wieder ein dem Ursprungsvorblatt gegenüberstehendes adossiertes Vorblatt, es steht also über dem letzten (echten) Tragblatte (dem seines Ursprungszweiges). Sonst ist er den übrigen Zweigen morphologisch gleich gebaut, er ist erheblich schwächer als sein Ursprungszweig und wird von ihm übergipfelt. Interessant ist diese Verzweigung aus der Achsel des adossierten Vorblattes deshalb, weil dadurch eine Fächelstellung eingeleitet wird, die sich aber nicht weiter fortsetzt. Bei *J. effusus* und *J. conglomeratus* ist dies indessen öfter der Fall (7, S. 396).

Die Blüten stehen meist aufrecht und sind beim Typus der Art etwa 3 mm lang. Die Perigonblätter sind meist schmal-lanzettlich, lang zugespitzt und etwas starr, ihr Mittelstreif ist grün, die Seiten sind rotbraun mit schmalem Hautrande, meist sind sie gleich lang oder die äußeren mehr oder weniger länger. An schattigen Stellen wird das Perigon hellbraun bis bleich (var. *pallidus* s. S. 140), an sonnigen Orten ist es nicht selten dunkler gefärbt. Bei der überhaupt in allen Teilen abweichenden Rasse *longicornis* (s. oben) sind die Perigonblätter sehr schmal und schwach hautrandig und meist bleich. Während bei fast allen Formen im Fruchtzustande die Perigonblätter der Kapsel angedrückt sind, stehen sie bei dieser Rasse spreizend ab. Die Staubblätter sind meist in der 6-Zahl vorhanden, selten schlägt eins oder das andere fehl.

Das Blühen verläuft ganz ähnlich dem von *J. effusus* (22, S. 390); die Pulse sind sehr ausgeprägt, die Blüten bleiben aber des Nachmittags länger geöffnet als bei der genannten Art, nicht selten kann man auch besonders bei schwülem Wetter nachmittags zahlreiche geöffnete Blüten finden. Die schön purpurroten Narben stehen auf dem kurzen Griffel aufrecht und tragen lange glashelle Papillen. Namentlich bei schlechtem und kaltem Wetter findet man oft lange Zeit, selbst wochenlang, keine geöffnete Blüte; Buchenau vermutet deshalb wohl mit Recht (23, S. 27), daß die Blüten nicht selten kleistogam sind.

Die Frucht (Fig. 73, 9) ist in der Mehrzahl der Fälle etwa so lang oder wenig länger als die Perigonblätter, meist von elliptischer oder eiförmiger Gestalt, kaum dreiseitig, oben spitz oder stumpflich, länger oder kürzer stachelspitzig; doch ist *J. glaucus* gerade in der Fruchtform ziemlich veränderlich. Mitunter ist die Frucht viel kleiner und etwa 2 mm lang, sie ist dann meist fast kugelig und kürzer als die Perigonblätter (var. *microcarpus* A. u. G.); solche meist im Mittelmeergebiete vorkommenden Formen sind auch gewöhnlich sehr dünnstengelig. Hie und da gleichfalls bei südlichen (und ausländischen), selten nördlichen Formen ist die Kapsel aber auch länglich und wird bis doppelt so lang als die Perigonblätter (var. *depauperatus* [Tenore]); auch bei der Rasse *longicornis* ist die Kapsel

[1]) Flora 1835. Nr. 10.

abweichend gestaltet, nämlich am Grunde erheblich breiter als beim Typus. Die Farbe der Frucht ist meist (wenigstens oberwärts) dunkel kastanienbraun glänzend (var. *brunneus* A. u. G.), seltener rotbraun; hie und da kommt sie auch mit grünlicher oder bleicher (var. *pallidus* vgl. oben) Frucht vor, nicht allzuselten ist die Farbe auch dunkler bis schwarz glänzend (var. *melanocarpus* A. u. G.), so ist es z. B. auch meist bei der dichtblütigen var. *aggregatus* (s. oben).

Die Samen sind klein, nur bei der Rasse *longicornis* größer, und rostfarbig. Bei feuchtem Wetter verschleimt ihre Oberhaut (23, S. 25). Der Embryo ist bis zur Keimung unvollständig. An aus reifen Samen herausgedrückten Embryonen zeigte sich, daß die erreichte Entwickelungshöhe, namentlich in bezug auf die Wurzelanlage, nicht bei allen die gleiche war. Das dickere Kotyledonarende ist durch größere Zellen leicht von dem Wurzelende zu unterscheiden, ein deutlich abgesetzter Sproß-Vegetationspunkt war nicht zu bemerken, doch ist der Embryo, der hier schon seine gestreckte Gestalt zeigt, weiter fortgeschritten als der der meisten *Orchideen.* Nach Goebel (56, S. 458) besitzen vielleicht auch andere Arten der Gattung einen ähnlich gestalteten Embryo.

Bastarde dieser häufigen Art mit *J. effusus* und *J. conglomeratus* sind S. 136 und 138 erwähnt.

3. Sektion *Thalassici* Buchenau.

Unsere beiden Arten dieser Gruppe sind ansehnliche Pflanzen, die dichte Rasen bilden und mit ihnen ausdauern; sie sind in der Tracht den rasenbildenden der vorigen Gruppe nicht unähnlich, auch bei ihnen sind die Stengel starr. Die Hüllblätter, die auch öfter scheinbar den Stengel fortsetzen und wie die grundständigen Blätter stielrund oder auch etwas zusammengedrückt sind, besitzen eine deutlich stechende Spitze. Bei beiden ist das Mark dem von *J. effusus* ähnlich ununterbrochen und füllt den Stengel aus. Der Blütenstand ist endständig oder wird durch das Hüllblatt zur Seite gedrückt, und stellt eine zusammengesetzte Spirre dar. Abweichend von allen bisher beschriebenen Arten sind die Blüten in Köpfchen vereinigt und stehen ohne die kleinen Vorblätter in den Achseln kleinerer Hochblätter; jedes einzelne Köpfchen besitzt meist nur 2—4 Blüten. Staubblätter sind in der 6-Zahl vorhanden. Die Kapsel ist vollständig oder unvollständig dreifächerig. Die Samen tragen ein mehr oder weniger deutliches Anhängsel.

17. Juncus acutus L. Spitze Binse.

J. acutus bewohnt nur das Mittelmeergebiet, ist deshalb im Gebiete der Mitteleuropäischen Flora nur in einigen Küstengebieten Österreichs heimisch. Er bildet aber an den Küsten auf salzhaltigem Boden, sowohl an feuchten wie an trockneren Stellen charakteristische Bestände und wird dadurch zu einer Charakterpflanze der mediterranen Salzflächen, der Halipeda. Diese Flächen erhalten durch das massenhafte Auftreten des langstengeligen dichten *J. acutus* oft ein sehr eigenartiges Aussehen; ihre Durchwanderung ist wegen der steifen, sehr stechenden Blätter, die bald das Blut fließen lassen, oft sehr beschwerlich und schmerzhaft. In Gegenden, wo die Pflanze zahlreich vorkommt, werden die Stengel gesammelt und zu Flechtwerk verwandt, namentlich Teppiche werden aus ihnen geflochten und auch bei uns eingeführt. Die Mehrzahl der am Boden der Moscheen ausgebreiteten Teppiche dürfte aus *J. acutus* gefertigt sein (Ascherson), so auch schon die in dem dem Gebiete benachbarten Bosnien. — Außerhalb Mitteleuropas besitzt die sehr veränderliche Art eine weite Verbreitung in zahlreichen Formen: in Europa über das ganze westliche, von Irland und England über Frankreich und Spanien bis Portugal; im ganzen Mittelmeergebiet ist die



Fig. 74. *Juncus acutus.*
1 Habitusbild; 1:1. 2 Fruchtstand 1:1. 3 Schema des Blütenstandes. 4 Fächelartig geteilter Zweig. 5 Frucht; 5:1. (1, 2, 5 nach Reichenbach, 3, 4 nach Buchenau.)

Pflanze nicht selten; von Nord-Afrika reicht sie bis Madeira, zu den Azoren und den Kanarischen Inseln. Weiter findet sie sich dann außer im westlichen Asien, in Süd-Afrika, auf St. Vincent und in Kalifornien und Südamerika.

Die Grundachse (Fig. 74, 1) ist dick und fleischig, erreicht einen Durchmesser von etwa 8 mm und ist durch ihre Wasserspeichergewebe auch in trocknen Zeiten saftreich, sie wird daher z. B. in Patagonien von den Schweinen als Nahrung aus dem Boden gegraben[1]). Die Glieder der Grundachse sind sehr kurz, daher die dichte Drängung der Stengel. Die schuppenartigen Niederblätter sind breit-eiförmig bis fast rundlich, der Fortsetzungsspross sitzt in der Achsel des 4. Blattes einer jeden Sprossgeneration.

Der Stengel steht aufrecht oder hängt bogig über, seine Länge schwankt zwischen etwa 2,5 dm und 1,5 m, seltener wird er noch länger, meist ist er bis 3, seltener bis 4 mm dick, im Querschnitte rund oder auch zusammengedrückt. Seine Oberfläche ist ganz glatt und zeigt eine deutlich blaugrüne Farbe. Durch den starken Bastbelag der Gefäßbündel ist er mechanisch sehr fest (vgl. oben) und wird deshalb auch auf den zu Weiden benützten Strandflächen vom Vieh gemieden. Der Stengel ist in seinem ganzen Verlaufe zwischen den grundständigen Blättern und dem Blütenstande unbeblättert.

Die unteren Blätter sind nur auf eine Scheide ähnlich denen der vorigen Arten beschränkt, die oberen jeder Grundrosette (auch der den Stengel umgebenden) tragen eine Spreite. Mit sehr weitem scheidenartigen Teil umfassen sie den Stengelgrund mehr oder weniger weit hinauf, dort sind sie meist braun oder rotbraun glänzend. Oben tragen sie eine stielrundliche, meist aber deutlich zusammengedrückte Spreite, die recht starr ist und meist nicht die Länge des Stengels erreicht (Fig. 74, 1).

Der Blütenstand (Fig. 74, 1—4) besitzt am Grunde 2 Hüllblätter, von denen ihn das untere und erheblich längere, den Blütenstand nur mäßig übergipfelnde, meist deutlich zur Seite drängt. Die Hüllblätter sind am Grunde verbreitert, scheidenförmig bis fast aufgeblasen, oberwärts werden sie stielrund und steif. Alle übrigen Blattorgane des Blütenstandes sind hochblattartig, die oberen breit eiförmig, hautrandig, meist begrannt stachelspitzig, halb so lang bis so lang als die Blüten; die unteren sind erheblich größer. Die Stengelglieder der Hauptachse sind gleich über den Hüllblättern sehr gestaucht. Die unteren Zweige übergipfeln die oberen. An allen Seitenzweigen erster Ordnung, mit Ausnahme des oder der obersten schwächsten, erfolgt aus der Achsel ihres adossierten Vorblattes (vergl. S. 142) eine Verzweigung, die hier soweit geht, daß Buchenau (7, S. 401) wiederholt vier fächelartig verbundene Zweige in der Achsel des adossierten Vorblattes des untersten Seitenzweiges fand (Fig. 74, 4); die adossierten Vorblätter dieser Zweige fallen natürlich abwechselnd ihrer Ursprungsachse zu oder sind ihr entgegengesetzt; sie sind eng ineinander geschachtelt und da sie der Achse des ihnen vorhergehenden Zweiges (ihres eigentlichen Ursprungszweiges) angedrückt sind, sind sie stark rinnig 2kielig. Durch diese Fächelstellung wird der Blütenstand sehr dicht, Buchenau vergleicht ihn zur Reifezeit im Umrisse mit einer Weintraube, Joh. Bauhin[2]) nennt die Art *Juncus acutus capitulis sorghi*, da der Fruchtstand tatsächlich an den von *Andropogon sorghum* erinnert. — Oberhalb des adossierten Vorblattes folgen nach einem mäßig langen Stengelgliede einige untereinander genäherte Zwischenblätter, an den stärksten Zweigen deren 4 bis 5. Die aus ihren Achseln entspringenden Zweige beginnen wieder mit Fächelbildung, haben aber selten mehr als 1 oder 2 solcher Seitenzweige; diese letzteren sind dann meist schon klein und schließen mit einem 2-,

[1]) Ball in Journ. Linn. Soc. Bd. 11. 1885 S. 236.

[2]) Historia plantarum universalis. Bd. 2. S. 520.

seltener 1- oder 3blütigen Köpfchen ab. Auch die übrigen Zweige. wie der Haupttrieb, schließen mit solchen, meist 2blütigen Köpfchen ab. — Die die Köpfchen tragenden Auszweigungen sind mit den Tragblättern der Blüten besetzt, in deren Achsel die Blüten stehen. Die oberste der Blüten besitzt scheinbar 2 solche (vorblattähnliche) Tragblätter, das eine ist aber nur ein richtiges Tragblatt, während das andere an einer Achsenverlängerung steht und die verkümmerte Anlage einer Blüte in der Achsel trägt; über diesem Blatte endigt die Achse dann blind. Über die Stellung der Blüten u. s. w. vgl. den morphologisch übereinstimmenden *J. maritimus*.

Durch die verschiedene Verlängerung der Blütenstandsteile und mehr oder weniger reichliche Auszweigung der einzelnen Zweige kommen z. T. recht abweichend gestaltete Formen zustande. Hie und da sind beide Hüllblätter kürzer als der Blütenstand, der Blütenstand selbst wird dadurch meist locker (var. *decompositus* Guss.), auf der andern Seite können die Hüllblätter, namentlich das untere, sehr verlängert sein, es kann bis 3 dm lang werden, also das Vielfache der Blütenstandslänge erreichen; das Hüllblatt ist dann meist zusammengedrückt-zylindrisch (var. *longibracteatus* Buchenau). Aber auch bei normal ausgebildeten Hüllblättern kann der Blütenstand sehr verschiedengestaltig sein; ein dichter Blütenstand kann groß sein, einen eiförmigen bis kugeligen Kopf darstellen durch Verkürzung der Hauptzweige (var. *conglomeratus* Buchenau), selten ist er aber auch klein und ziemlich armblütig, daher ist auch hier das unterste Hüllblatt mehrmals länger als der Blütenstand (var. *conglobatus* Trautv.). Sind dagegen die Hauptäste der Spirre verlängert, so trägt die Spitze eines solchen Spirrenastes mitunter wieder eine kleine Spirre; bei der var. *effusus* Buchenau ist der Blütenstand dadurch sehr groß und besitzt oft gekrümmte Hüllblätter, bei der var. *litoralis* (C. A. Mey.), einer sehr zierlichen Pflanze mit oft gekrümmten Blättern, sind die Spirrenäste sehr dünn und oft gleichfalls gebogen. Eine monströse Bildung ist *multibracteatus* (Tineo) bei der beide Hüllblätter länger als der Blütenstand sind und außerdem die übrigen Hochblätter im Blütenstande eine mehr oder weniger krautige Spitze besitzen; hie und da sind auch kürzere Laubsprossse im Blütenstande vorhanden.

Die Blüten sind wenigstens zuletzt etwa 5—6 mm lang, doch finden sich auch kleinblütigere Formen. Die etwa gleichlangen Perigonblätter sind derb und starr, fast holzig; ihre Farbe ist kastanienbraun bis rotbraun, mit mehr oder weniger grünem Mittelstreifen. die Ränder sind meist häutig. Die äußeren Perigonblätter sind breit-lanzettlich und spitzlich, die inneren länglich, stumpf und stachelspitzig. Der Griffel ist verlängert, aber kürzer als der Fruchtknoten und trägt die zur Blütezeit aufrechten, purpurnen Narben. Im nördlichen Gebiete, im Berliner botanischen Garten, sah ich die Blüten nie geöffnet, durch die Hautränder der Perigonblätter schimmerten die Narben hindurch. Anscheinend gelangten die wegen der Winterkälte nie ein höheres Alter erreichenden Pflanzen wegen mangelnder Wärme (wohl des Nachts!) nicht zur Blüte.

Die Frucht (Fig. 74, 5) ist zur Reifezeit etwa doppelt so lang als die Perigonblätter, sie besitzt meist eine eiförmige oder kegelförmig eiförmige Gestalt und etwa 5 mm Länge oder ist noch länger (var. *megalocarpus* A. u. G.), selten ist sie viel kleiner, nur etwa 3 mm lang und dann breit-eiförmig (Rasse *Tommasinii* [Parl.]); diese Rasse findet sich mitunter mit dünnen, nur bis 1,5 mm dicken Blättern als var. *gallicus* A. u. G.; bei außereuropäischen Formen sind noch andere Abänderungen bekannt. Die Farbe ist wenigstens oberwärts rotbraun bis fast kastanienbraun glänzend; die Fruchtschale ist sehr derb und fest, fast holzig hart. Die großen, bis 1,5 mm langen Samen sind gelb und besitzen ein weißes Anhängsel.

18. Juncus maritimus Lam. Strand-Binse.

Diese Art ist von der vorigen leicht durch die nur etwa 3 mm langen Blüten und die Frucht zu unterscheiden, die nur etwa so lang oder wenig länger als der Perigon ist; das letztere Merkmal bedingt ein sehr abweichendes Aussehen des Blütenstandes. *J. maritimus* hat bei uns nur eine geringe Verbreitung, häufiger ist er nur an den Küsten der Nordsee. An der Ostsee findet er sich nur im westlicheren Teile von Schleswig-Holstein bis Rügen und Usedom, östlich fehlt er ganz. Außerhalb des Gebietes wächst die Art im Atlantischen Küstengebiete vom südlichen Schweden und Dänemark westwärts an allen Küsten; dann im ganzen Mittelmeerbecken, hier stellenweise sogar etwas landeinwärts verbreitet, in Süd-Rußland. Außerhalb Europas kommt *J. maritimus* vor im westlichen Asien bis Afghanistan, weiter in Afrika, auf Socotra, den Kanarischen Inseln, Bermudas, im östlichen Nord- und Südamerika, in Australien, Tasmanien und Neuseeland, besitzt also wie andere Arten der Gattung eine sehr weite Verbreitung. Bei uns findet die Pflanze sich fast nur auf Strandwiesen oder an feuchten salzhaltigen Orten in der Nähe des Meeres; in anderen Ländern aber wechselt der Standort sehr, namentlich in Bezug auf den Feuchtigkeitsgehalt, auch steppenartige Gelände werden von der Art bewohnt.

Die Grundachse ist wie die Pflanze in ihrer ganzen Tracht manchen Arten der *Genuini* ähnlich, sie kriecht kurz im Boden und erreicht eine Dicke von ca. 8 mm (Fig. 75, 2); ihre Stengelglieder sind meist sehr kurz, nur hier und da etwas, aber wenig, verlängert. Abweichend von der Mehrzahl der Arten steht der Erneuerungsspross, der das Rhizom fortsetzt, stets in der Achsel des 4. Niederblattes (23, S. 10. **154**, S. 387). Die aus der Grundachse entspringenden Wurzeln sind derb und dick. Meist sind die 6 untersten Blätter scheidenartige Niederblätter, die nächsten dann Laubblätter.

Der Stengel ist meist starr aufrecht, 0,5 bis zu 1 m hoch, seltener noch höher; er erreicht nur einen Durchmesser von etwas über 3 mm und ist ziemlich starr. Beblättert ist der Stengel nur am Grunde. Seine Laubblätter haben am Grunde eine rotbraun, seltener kastanienbraun gefärbte glänzende Scheide (Fig. 75, 3), die oben ganz allmählich in die Spreite übergeht und zwar ohne jede Spur einer Öhrchenbildung. Die Spreite ist stielrund, starr und an der Spitze stechend, sie erreicht meist die Länge des Stengels nicht.

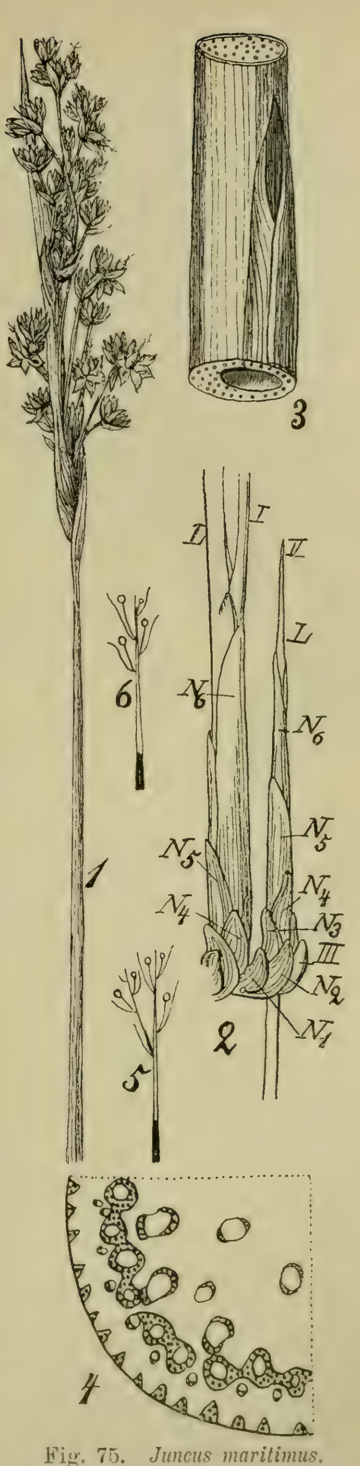


Fig. 75. *Juncus maritimus.*
1 Blütenstand; 1:1. 2 Spitze der kriechenden Grundachse, die Sproßgenerationen I, II, III mit den Niederblättern N_1–N_6 und den Laubblättern L; 2:1. 3 Spitze der Blattscheide; 4:1. 4 Stengelquerschnitt; 32:1. 5, 6 Schema von Blütenständen (1 nach Reichenbach, 4 nach Raunkiär, das übrige nach Buchenau.)

An den nichtblühenden Trieben kommt ähnlich wie bei den *Genuini* ein stengelähnliches Laubblatt dadurch zustande, daß sich nur ein Laubblatt entwickelt und sich in die Achse des Sprosses stellt; oft aber ist dieses stengelähnliche Blatt am Grunde mehr oder weniger scheidenförmig gestaltet und birgt hier ein kleines Laubblatt von 2—3 cm Länge (23, S. 15). Der anatomische Bau des Stengels ist so eigenartig, daß Raunkiär (**154**, S. 402) einen eigenen Typus darauf gründet. Unter der Epidermis findet sich ein aus zahlreichen kleinen Bündeln bestehender Bastbelag; zwischen den dreieckigen oder mehr oder weniger radial gestreckten Bündeln tritt grünes Gewebe an die Epidermis, daher erhalten sowohl die Stengel wie die Blätter beim Eintrocknen Längsfurchen (vgl. *J. effusus*). Zwischen dem grünen Assimilationsgewebe der Rinde und dem Mark verläuft dann mehr oder weniger regelmäßig ein Ring von großen Gefäßbündeln, die rings von einem mittelstarken Bastbelag umgeben sind; seitlich verschmelzen die Bastbeläge der einzelnen Bündel meist mit einander, so daß ein mechanischer Ring entsteht, der aber an mehreren Stellen durchbrochen ist (Fig. 75, 4). Außerhalb des mechanischen Ringes liegen meist mit den großen Gefäßbündeln alternierend und sich mehr oder weniger in die Buchten zwischen diesen vorschiebend, kleine in einem Ringe angeordnete Gefäßbündel. Innerhalb des mechanischen Ringes sind in das Mark eingebettet ziemlich ungleichmäßig verteilt, noch eine Anzahl größerer Gefäßbündel zu finden. Von diesen sind die äußeren mit einem Bastbelage versehen, der außen stärker ist, die innersten sind fast ohne mechanische Verstärkung. Der anatomische Bau bedingt die große Zähigkeit, wie die Biegungsfestigkeit des Stengels und der Blätter.

Der Blütenstand ist meist reichlich zusammengesetzt und deutlich zur Seite gedrängt, meist ist er dicht, bis zu 1, seltener bis 1,5 dm lang. Am Grunde sind zwei Hüllblätter, von denen namentlich das untere aufrecht gerichtet ist und mit seiner stechenden Spitze den Blütenstand mehr oder weniger überragt. Das zweite Hüllblatt hat meist noch eine laubartige Spitze, die übrigen sind echte Hochblätter, trockenhäutig, schmal, nach oben an Größe rasch abnehmend. Die Stengelglieder der Hauptachse sind gestaucht; Buchenau maß an einem Blütenstande ihre Länge von 1,5 cm und zählte 11 Zweige daran. Die untersten Zweige übergipfeln die oberen sehr regelmäßig. Die Zweige erster Ordnung zeigen mit Ausnahme der obersten schwächsten (und mitunter auch der untersten) stets Auszweigungen aus ihrem zweikieligen Vorblatte, doch setzt sich dieselbe nicht (wie bei *J. acutus*) regelmäßig fort. Die Auszweigungen aus den Vorblättern sind stets schwächer als ihre Ursprungsachsen. Das Stengelglied oberhalb des Vorblattes ist stets gestreckt, dann folgen eine Anzahl von Zwischenblättern, mit denen sich im wesentlichen die Bildung der Hauptachse wiederholt. Durch die Streckung des Stengelgliedes über dem Vorblatte werden die einzelnen Verzweigungssysteme auseinandergehoben. Bei den oberen geschieht die Verzweigung unter sehr spitzem Winkel und deshalb wird der Blütenstand nicht sparrig. Die untersten stärksten Zweige verästeln sich bis zu Zweigen fünfter oder sechster Ordnung. Oberhalb der Zwischenblätter folgen Tragblätter, in deren Achseln die Blüten stehen; diese haben keine Vorblätter. Die Tragblätter sind den oberen Zwischenblättern ähnlich; es sind strohgelbe hohle zugespitzte Hochblätter. Die Zahl der Blüten einer Achse beträgt meist 2—3, selten 4, so daß die Blüten stets zu einem armblütigen Köpfchen vereinigt erscheinen. Eine Endblüte fand Buchenau nicht; an der obersten Blüte sitzen scheinbar 2 Vorblätter; die Untersuchung zeigt jedoch, daß ähnlich der vorigen Art, das untere das Tragblatt der oberen Blüte ist, das obere auch ein Tragblatt darstellt, nur daß die Blüte in seiner Achsel mehr oder weniger fehlschlägt; darüber hört die Achse ohne Endblüte auf (Fig. 75, 5). Eine scheinbare Ausnahme ist es, wenn die unterste Blüte eines Köpfchens 3 oder

gar 4 Vorblätter zu haben scheint. In Wirklichkeit ist hier (Fig. 75, 6) ein nur einblütiges Köpfchen ausgebildet. Es besitzt zunächst das nach hinten fallende zweikielige Vorblatt, dann folgt nach einem mehr oder weniger gestreckten Stengelgliede das Hochblatt, welches als Tragblatt die Blüte in der Achsel hat, ihr gegenüber steht dann das oben erwähnte sterile Tragblatt, dem dann schließlich noch ein solches kleineres folgt. Die Blüte drückt das endständige Achsenende mit den Hochblättern zur Seite und erscheint dadurch endständig. Die Stellung der Blüte gegen ihr Tragblatt ist so, daß ein äußeres Perigonblatt über dasselbe fällt, die beiden anderen dann also der Achse zugewandt sind (7, S. 399 ff.).

Die Blüten, die sich auffällig spät, erst im Juli und August entwickeln, sind bei uns etwa 3 mm lang und meist von bleicher Farbe. Die Perigonblätter sind derb, meist bleich-grünlich-strohfarben, die äußeren lanzettlich, spitz oder stachelspitzig, die inneren kürzer und stumpf. Pulse beim Aufblühen scheinen nicht vorhanden zu sein. Am frühen Morgen treten die Narben aus dem noch geschlossenen Perigon hervor. Das ganze Pistill ist purpurrot gefärbt und die Narben sind mit kurzen weißen Papillen, die einen bei der Gattung sonst nicht beobachteten sammetartigen Überzug bilden, bedeckt. Der weibliche Zustand dauert den ganzen ersten Tag. Während dieser Zeit öffnet sich das Perigon langsam und zwar bis etwa 160°. Der Blütensockel ist sehr kräftig, es ist ein breiter Ring von Schwellgewebe vorhanden. Am zweiten Tage springen zu verschiedenen Zeiten die Antheren auf, und am Nachmittag oder Abend dieses Tages beginnen die Narben sich zu bräunen und das Perigon schließt sich langsam, so daß also die Blütendauer bei dieser Art insgesamt etwa 36 Stunden gedauert hat (22, S. 393). — Über Blütenbesucher berichtet Scott-Elliot (vgl. **102**, II, 2. S. 522), daß in Schottland eine Faltenwespe an den Blüten beobachtet wurde.

Die Kapsel ist zur Fruchtzeit meist so lang oder doch nur wenig länger als das Perigon, sie ist meist eiförmig-dreikantig und von stroh- bis rostgelber Farbe. Die Samen sind 0,7—1,2 mm lang.

4. Sektion *Septati* Buchenau.

Die Arten der Sektion *Septati* sind mit Ausnahme des *J. pygmaeus* ausdauernd. Wie auch bei einigen anderen Gruppen ist der Stengel meist oberwärts mit echten Laubblättern besetzt, er hat also Stengelknoten. Die Blätter, die grundständigen wie die stengelständigen, sind stielrund oder auch seitlich zusammengedrückt, im Innern hohl, aber die große Markhöhlung ist durch derbe Querfächer unterbrochen, die beim Durchziehen der Blätter durch die Hand meist leicht fühlbar werden. Getrocknet machen sich die Fächer als deutliche Querleisten bemerkbar. Diese Aussteifung des hohlen luftführenden Blattes oder auch Stengels muß für die Arten eine wichtige und zweckmäßige Einrichtung bedeuten, denn sie tritt, wenn auch nicht bei uns, so in den Tropen auch an ganz anderen Familien, z. B. bei *Cyperus* und *Scirpus*, in ganz ähnlicher Ausbildung wieder auf. Der Blütenstand der hierhergehörigen Arten ist mehr oder weniger zusammengesetzt, an den letzten Auszweigungen erscheinen die Blüten zu wenig- bis vielblütigen Köpfen zusammengedrängt. Die Blüten besitzen keine Vorblätter. Der Fruchtknoten trägt gestreckte Narben und bildet sich zu einer meist einfächerigen, oben stachelspitzigen Kapsel aus. Die Samen sind bei allen Arten klein, selten mit Anhängsel. — Die Arten dieser Gruppe sind z. T. nahe mit einander verwandt und außer durch anatomische Merkmale, die allerdings zum großen Teile der Nachprüfung auf ihre Konstanz bedürfen, oft nur durch die Gestalt der Früchte sicher bestimmbar.

19. Juncus obtusiflorus Ehrh. Stumpfblütige Binse.

Im größten Teile des Gebietes ist *J. obtusiflorus* vorhanden, aber nur in einigen Teilen tritt er häufiger auf, meist ist er ziemlich selten. Er erreicht bei uns die Nordostgrenze seiner Verbreitung und fehlt schon in Ostpreußen, Schlesien, Mähren, dann auch in Krain. Im Westen wächst er sogar noch auf den Westfriesischen Inseln. In den Gebirgen bleibt er wohl stets in niederen Lagen der Bergregion, in Tirol ist er bis etwa 750 m Höhe beobachtet worden. Außerhalb des Gebietes wächst *J. obtusiflorus* noch im südlichen Schweden und in Dänemark, auf den Britischen Inseln, in Frankreich, auf den 3 Mittelmeerhalbinseln, in Vorderasien und in Nordafrika. An seinen Standorten — er bevorzugt tiefe Sümpfe und Gräben — wächst er meist sehr gesellig; oft sind größere Flächen in fast reinem oder in gemischtem Bestande mit ihm bedeckt. Es ist dieses oft massenhafte Auftreten wohl auf die sehr reichliche vegetative Vermehrung, die bei dieser Art statt hat, zurückzuführen. Gegen einen mäßigen Salzgehalt im Boden ist die Pflanze ziemlich unempfindlich, wie ihr öfter zahlreiches Vorkommen an Salzstellen zeigt.

Da diese Art die kräftigste der Gattung bei uns ist, sind auch ihre Grundachsen am stärksten, sie erreichen eine Dicke bis zu 1 cm. Sie kriecht lang und hat längere oder kürzere Stengelglieder, durch deren Verlängerung bis zu 1 und 2 cm die charakteristischen lockeren Rasen entstehen. Jede Sproßgeneration hat 4—6, in der Regel 5 scheidenförmige grundständige Niederblätter. Aus der Achsel des zweiten Niederblattes jeder Sproßgeneration entspringt die Fortsetzungsknospe der Grundachse (Fig. 76, 1), deren Spitze das schuppige Niederblatt durchbricht. In der Achsel des 3. Blattes entsteht der Vermehrungsproß, der meist sehr im Wachstum hinter dem Fortsetzungssproß zurückbleibt und erst einige Sproßgenerationen rückwärts hervortritt. Da die Art, wie bemerkt, oft in tiefen Sümpfen wächst, die oft überschwemmt sind, auch die Überschwemmungsgebiete der Flüsse bewohnt, kommt es nicht selten vor, daß Grundachsen mit ihren Spitzen in das Wasser hervorragen oder auch, daß sie bloßgespült werden. Raunkiär bildet (**154**, S. 394; s. Fig. 76, 2) eine solche Grundachse ab. Durch den großen Auftrieb, den das leichte Rhizom besitzt, wird es hochgehoben und steht nun schräg bis senkrecht im Wasser; die Spitze wendet sich durch ihr Bestreben, in gewisser Tiefe wagerecht zu wachsen, seitlich oder schräg abwärts, wird aber bald wieder gehoben und richtet sich dann wieder abwärts. In etwas bewegtem Wasser oder im Winter durch auftreibendes Eis werden diese Grundachsen leicht losgerissen und schwimmen fort. Werden sie an geeigneten Stellen angespült, wurzeln sie dort ein, die Spitze dringt in den Boden und begründet eine neue Kolonie. Durch das rasche Wachstum der Grundachse und ihrer Vermehrungssprosse vermag sie bald größere Strecken zu überziehen. Im anatomischen Bau zeigt die Grundachse eine sehr lockere Gewebeanordnung und reichlich Luftgänge, ihre Gefäßbündel (Fig. 76, 6) sind von nur wenig verdickten mechanischen Zellen umgeben, eingebettet in ein großzelliges Parenchym. Ein Kreis großer Gefäße befindet sich in allen größeren Gefäßbündeln.

Der Stengel ist meist aufrecht oder auch aufsteigend, etwa 4 dm bis zu 1 m hoch, selten, an buschigen Orten, wird er auch höher. An sehr dichten, namentlich mit Weiden- oder Erlengebüsch bestandenen Stellen stützen sich die einzelnen Stengel aneinander und bilden so ein lockeres Gewirr, welches leicht umzuwerfen ist oder zusammenfällt. Am Stengel, stets weit über den Grund erhoben, trägt *J. obtusiflorus* zwei entwickelte Laubblätter. Das anatomische Verhalten des Stengels ist etwa folgendes:

Die Außenwände der Epidermis sind stark verdickt, auch die etwa die

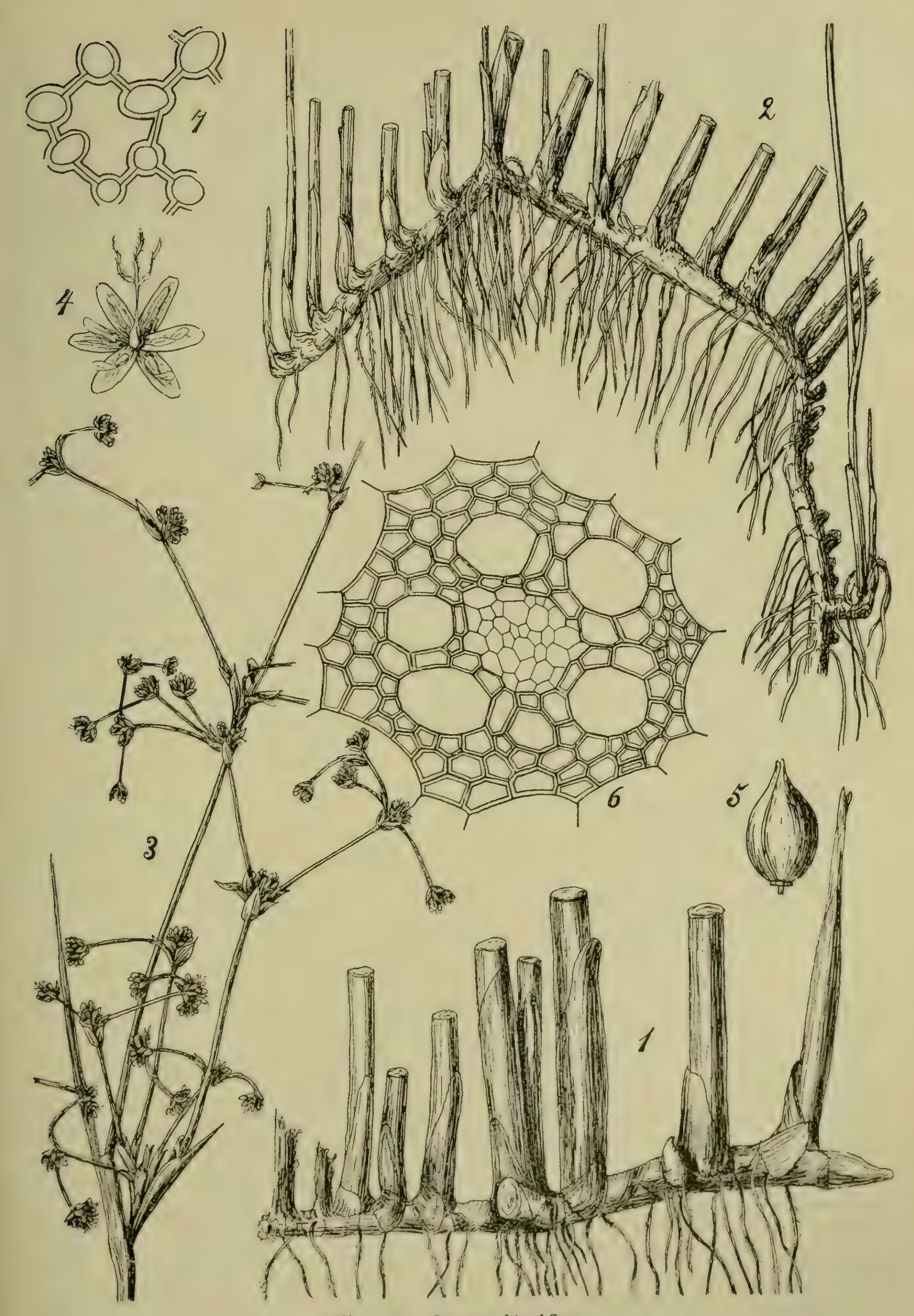


Fig. 76. *Juncus obtusiflorus.*
1 Kriechende Grundachse mit den Niederblättern, Fortsetzungs- und Vermehrungsprozessen, 1:1. 2 Im Wasser flutende Grundachse, 1:1. 3 Blütenstand, 1:1. 4 Geöffnete Blüte im zwittrigen Stadium, 4:1. 5 Frucht, 6:1. 6 Querschnitt eines Gefäßbündels im Rhizom, 200:1. 7 Parenchymzellen mit den zellenartig abgerundeten Interzellularen aus dem Septum des Blattes, 550:1. (3—5 nach Reichenbach; 2, 6 nach Raunkiär; 7 nach Buchenau; 1 Original).

Hälfte der Dicke der Außenwände erreichenden Seiten- und Innenwände. Auf der Flächenansicht ist die Gestalt und Größe der Epidermiszellen außerordentlich verschieden, sie sind rundlich bis tafelförmig, häufig sehr englumig und schmal. Das grüne Gewebe besteht aus 2—3 Schichten von schlanken Palissadenzellen, die etwa 4—5 mal länger als breit sind. Im Rindengewebe finden sich zahlreiche von schmalen Zellreihen getrennte Luftgänge, die Querwände besitzen; am Grunde des Stengels ist ein großer Zentralluftgang ausgebildet, der bis zum ersten stengelständigen Blatt, hie und da auch höher hinauf reicht. Je feuchter der Standort ist, desto zahlreicher ist die Zahl der Luftgänge. Die größeren Gefäßbündel sind rings von einem Bastbelag umgeben, die kleineren haben einen sichelförmigen Belag, in jedem Fall ist der äußere Belag stärker. Zwischen den Bastbelägen befindet sich ein dickwandiges Parenchym, so daß wenigstens im oberen Teile des Stengels ein mechanisch fester Ring entsteht, der auch im unteren Teile durch einen den zentralen Luftgang umgebenden Bastzylinder zustande kommt. Die in der Stengelmitte etwa zu 100 vorhandenen Gefäßbündel sind auf dem Querschnitte meist so angeordnet, daß außen unter der Rinde etwa 3 Kreise ziemlich eng aneinander gelagerter Gefäßbündel liegen, ein weiterer Kreis ist dann in das Mark vorgeschoben. Im unteren Teile ist die Anordnung insofern abweichend, als auf das grüne Rindengewebe ein Kreis mittelgroßer mit kleinen untermischter Bündel folgt, daran schließen sich einige unregelmäßig gelagerte in den von Luftgängen durchsetzten Geweben an, dann erst nach innen zu liegt der Gefäßbündelring mit dem erwähnten Bastringe, einige Gefäßbündel sind davon noch getrennt in das innen angelagerte farblose Markparenchym eingelagert. Subepidermale Gefäß- oder Bastbündel sind nicht vorhanden. Das Mark ist in der Jugend undeutlich sternförmig, später unregelmäßig spinnwebig zerrissen (6, S. 54). Das regelmäßige Vorhandensein der Gefäßbündel im Mark weist nach Buchenau (23. S. 8) auf die Gruppe *Thalassici* hin, mit denen nach dem genannten Schriftsteller *J. obtusiflorus* auch verwandt ist. Raunkiär (**154**, S. 404) rechnet die Art seinem *J. balticus*-Typus (S. 125) zu.

Die Blätter am Blütenstengel besitzen meist eine ziemlich kurze, dem Stengel anliegende Scheide, die oben in kurze stumpfe Öhrchen vorgezogen ist. Ihre Spreite ist stielrund oder etwas zusammengedrückt und erreicht meist etwa die Höhe des Stengels; sie ist kaum gestreift und an der Spitze stumpflich oder spitz. Die Laubblätter der nichtblühenden Triebe stehen einzeln und sind grundständig, dabei völlig stielrund, so daß sie außerordentlich stengelähnlich gestaltet sind. Von den echten Stengeln, bei denen etwa der Blütenstand fehl schlägt, unterscheiden sie sich deutlich durch die fehlenden Blätter und die Querfächerung. Buchenau vermutet wohl mit Recht, daß bei der von Fischer[1]) als var. *Schillingeri* beschriebenen Pflanze, die ganz flutete und stets steril war, die bis über 1 m langen „Stengel" stengelähnliche Blätter sind; sie waren am Grunde 5—8 mm dick, glatt, lebhaft grün und quergefächert; an einigen Orten in Bayern beobachtet. Am Grunde zeigen die stengelähnlichen Blätter eine Höhlung (Scheidenteil), in der die Stengelspitze des nichtblühenden Triebes mit einigen Blattanlagen liegt, die also die Blattnatur des Ganzen deutlich macht.

Die anatomischen Verhältnisse der Blattscheide sind denen der Blattspreite ziemlich ähnlich. Deren Epidermis, wie auch die Verteilung des Palissadenparenchyms und der Spaltöffnungen ist ähnlich wie im Stengel. Durch die Mitte des ganzen Blattes läuft ein großer, geräumiger Luftgang, um diesen herum lagern durch Wände getrennt größere und kleinere Luftgänge, die, wie der Mittelgang, durch Querwände unterbrochen sind. Die Gefäßbündel liegen

[1]) Mitteilungen Bayr. Bot. Ges. 1902. S. 266.

in dünnwandiges Parenchym eingebettet, und zwar finden sich innerhalb des chlorophyllführenden Gewebes 2 Kreise kleinerer Gefäßbündel, die größeren sind im Innern unregelmäßig angeordnet und bilden die Pfosten im Parenchym zwischen den Luftgängen. Da sie von mechanischem Gewebe einzeln umgeben sind, mit stärkerem Bastbelag auf der Innenseite, so kommt kein mechanisch fester Zylinder durch sie zustande (6. 55). Die Querwände schließen immer nur einen der Luftgänge ab und stehen bei den verschiedenen Luftgängen in verschiedener Höhe, durchsetzen also nicht die ganze Spreite an einer Stelle (31, S. 231 t. 2; 23, S. 14; **154**, S. 408). Sehr eigentümlich ist das Mark der Querscheidewände gebaut: die Parenchymzellen lassen, wie auch bei allen anderen Arten, an den Stellen des Zusammentreffens von je 3 Zellen Interzellularräume zwischen sich, aber die Interzellularräume sind zellenartig abgerundet und greifen so bogig bis halbkreisförmig in das Lumen der Parenchymzellen hinein (Fig. 76, 7).

Der Blütenstand (Fig. 76, 3) ist aufrecht, meist reich zusammengesetzt und vielköpfig, von bleicher Farbe, vor der Blüte meist fast weiß. Seine Äste sind namentlich zur Fruchtzeit rechtwinklig ausgespreizt und z. T. hakig zurückgebogen. Die Dichtigkeit des Blütenstandes wechselt je nach Standort und Beschattung sehr; bald sind die einzelnen Äste stärker genähert, die Stengelglieder kürzer, daher der ganze Blütenstand dichter als bei der typischen Form (var. *coarctatus* Mey.), hie und da, namentlich an feuchten, schattigen Orten, sind sie sehr viel lockerer (var. *laxus* Mand. et Fouc.). Von Hüllblättern ist meist nur eines vorhanden, seltener findet man deren zwei; sie sind laubblattähnlich und überragen oft den Blütenstand. Unter den verwandten Arten ist der Blütenstand durch die Reichblütigkeit der Köpfchen sehr ausgezeichnet: 15, 20 und mehr Blüten sind vereinigt. In den letzten Graden der Auszweigung folgen sich oft mehrere Generationen von Köpfchen in Sichelstellung aus der Achsel des untersten Zwischenblattes (7, S. 404). Die Tragblätter der Blüten sind rundlich-eiförmig, sehr stumpf, weiß oder in der Mitte strohgelb, fast ganz durchscheinend.

Die Blüten (Fig. 76, 4) erscheinen im Juni und Juli, sie sind nur etwa 2 bis 2.5 mm lang. Ihre ziemlich gleich langen Perigonblätter sind länglich, ganz stumpf, strohgelb oder bleichgrün, am Rücken oft rötlich oder rotbraun, breithautrandig, ohne Stachelspitze. Staubblätter sind fast stets 6 vorhanden. Der weiße Griffel ist länger als der Fruchtknoten und hat lange, aufrechte, blaßrote Narben. Beim Blühen sind ausgezeichnet ausgeprägte Pulse mit 3–4tägigen Intervallen zu beobachten. Die Blüten öffnen sich gegen 6 Uhr vormittags, der Griffel streckt sich, aber die Narbenschenkel entwickeln sich erst nach 2—3 Stunden. Gegen 10 Uhr springen die Antheren auf, so daß das weibliche Stadium nur kurz bleibt. Etwa von 11—1 Uhr befindet sich die Blüte im völlig entwickelten Stadium, das Perigon ist auf 60—90° ausgespreizt, die Narbenschenkel ganz entrollt, die meisten Antheren aufgesprungen und z. T. schon entleert: die übrigen öffnen sich bald nach Mittag. Gegen 5 Uhr nachmittags nähern sich die Perigonblätter einander wieder und schließen sich am Abend völlig. Dabei bleiben die Narben außerhalb des Perigons und sind anscheinend noch während der Nacht empfängnisfähig, werden jetzt aber kaum mehr befruchtet, da der unnütz ausgestreute Pollen in die sich schließenden Blüten eingeschlossen wird (22, S. 393).

Die Frucht (Fig. 76, 5) ist eine dreifächerige, breit-eiförmige, dreiseitige Kapsel mit konkaven Seitenflächen, die sich durch die allmähliche Verschmälerung nach oben und die kurze Schnäbelung der Spitze auszeichnet. Ihre Länge ist wenig größer als die der Perigonblätter. Zurzeit der Reife wird sie rotbraun oder kastanienbraun glänzend, hie und da auch strohgelb. Die kleinen Samen sind rotbraun und besitzen ein kurzes Anhängsel.

20. Juncus pygmaeus L. C. Rich. Zwergbinse.

Als einjährige Pflanze ist diese Art unter ihren Sektionsgenossen sehr ausgezeichnet, weiter durch den dicht rasenbildenden Wuchs und die undeutliche Fächerung der Blätter sehr leicht kenntlich.

Ihre Standorte sind gleichfalls eigenartig: sie wächst auf feuchtem Sandboden, besonders in Dünentälern, auch an den Rändern von Heidetümpeln. Ihr Verbreitungsgebiet ist bei uns sehr beschränkt, da sie nur an wenigen Orten in Schleswig bei Eiderstedt und bei Hoyer, sowie auf den Inseln Amrum, Sylt und Röm bekannt ist. Verbreiteter ist sie in Holland und Belgien. Weiter ist sie beobachtet im südlichen Schweden in Schonen (dort jetzt nicht mehr), in Jütland, in England, in Frankreich, wo sie in der Dauphiné und Provence die Nähe des Gebietes erreicht, auf den 3 Mittelmeerhalbinseln, auf Cypern, in Kleinasien und Nord-Afrika.

Die Keimung erfolgt im Frühjahr, so daß *J. pygmaeus* eine echte Sommerpflanze ist. Ähnlich wie bei *J. bufonius* und den übrigen einjährigen Arten bildet sich aus der Keimpflanze eine Blattrosette und aus der Achsel dieser grundständigen Blätter entstehen Seitensprosse, die wie alle Seitensprosse der vegetativen Sphäre mit einem adossierten Vorblatte beginnen. Über diesem Vorblatte folgen wieder je einige grundständige Laubblätter, die auch wieder zur

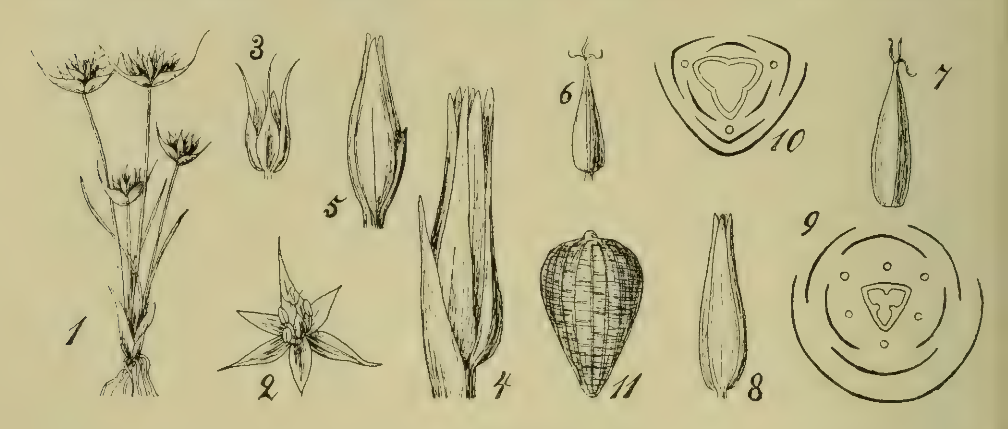


Fig. 77. *Juncus pygmaeus.*

1 Habitusbild, 1:1. 2 Blüte im zwittrigen Stadium, 3 geschlossen, 3:1. 4 Blüte mit Hochblatt und reifer Frucht, 6:1. 5 Kleistogame Blüte, 6:1. 6, 7 Reife Früchte, 5:1. 8 Kleistogame Blüte im Fruchtzustande, 5:1. 9 Diagramm einer Blüte mit 6, 10 einer solchen mit 8 Staubblättern, 10:1. 11 Reife Samen, 60:1. (1–3 nach Reichenbach, das übrige nach Buchenau.)

Bestockung dienen können, meist aber nur Grundrosetten bilden, über denen dann das nächste resp. die beiden nächsten Stengelglieder sich strecken, um in dem Blütenstand zu endigen (23, S. 9; **154**, S. 385.)

Der S t e n g e l, der häufig wie auch die übrigen Teile der Pflanze rötlich gefärbt erscheint, ist aufrecht oder aufsteigend (Fig. 77, 1) und erreicht eine Länge von nur 1 bis wenigen, hie und da bis 10 cm, mitunter an sehr kräftigen Exemplaren auf schlickigem Boden sogar noch mehr (var. *umbelloides* Holkema); wird die Pflanze zur Zeit der Stengelentwicklung überschwemmt, so verlängert sich der Stengel stark, wird schlaff, biegt sich nieder und wurzelt oft ein (var. *lacustris* Lange). Im a n a t o m i s c h e n Bau schließt sich die Art dem *Luzula*-Typus R a u n k i ä r s an (**154**, S. 403). Unter der Epidermis liegt das grüne Rindengewebe, welches durch einen geschlossenen mechanischen Ring, in dem die Gefäßbündel eingebettet liegen, von dem Markgewebe getrennt ist. Bei den untergetauchten Formen löst sich der mechanische Ring mehr oder weniger auf.

Die Blätter sind zumeist grundständig; an den Stengeln befindet sich nur meist unter der Mitte ein in die Höhe gehobenes Laubblatt. Die unteren Blätter besitzen eine braune bis rotbraune Scheide, die locker anliegt und oben in zwei spitze Öhrchen vorgezogen ist. Die Spreite ist fadenförmig, seitlich zusammengedrückt, am Grunde oberseits rinnig; ihre Querfächerung ist äußerlich kaum sichtbar.

Der Blütenstand ist in seiner ganzen Anlage dem von *J. lampocarpus* ähnlich, aber viel weniger kompliziert. Die Blüten stehen in Köpfchen und besitzen keine Vorblätter. Hüllblätter sind einzeln oder zu 2 vorhanden und oft länger als der Blütenstand. Meist hat der Stengel ein Endköpfchen und ein Seitenköpfchen, bei schwächlichen Exemplaren scheinbar nur ein Endköpfchen: dann ist aber das in der Achsel des untersten Hochblattes sitzende Seitenköpfchen so schwächlich entwickelt und dabei so kurz gestielt, daß es ein Teil des einen Köpfchens zu sein scheint. Selten fehlt es wirklich ganz. Selbst wenn das Köpfchen 1blütig ist, ist es als solches deutlich zu erkennen, da es das adossierte Vorblatt besitzt, welches den gänzlich vorblattlosen Blüten fehlt. Je kräftiger die Seitenköpfchen entwickelt sind, desto länger gestielt sind sie durch Streckung des Internodiums über dem adossierten Vorblatte, meist sind sie weit über das endständige Köpfchen hinausgeschoben. An sehr kräftigen Exemplaren finden sich 2—3 Seitenköpfchen, sehr kräftige Seitenköpfchen entwickeln mitunter wieder Seitenköpfchen, die die erster Ordnung übergipfeln. Bis zu 9 Köpfchen hat man beobachtet (var. *umbelloides*). Die Köpfchen sind meist 2—5-, mitunter bis 8- oder 10blütig, meist werden sie bis 1 cm breit (7. S. 405).

Die Blüten (Fig. 77, 2 u. 3) stehen in den Achseln sehr kleiner, breiteiförmiger, stachelspitziger Tragblätter, die fast ganz häutig erscheinen, aufrecht, abstehend oder auch zurückgeschlagen; bald sitzen sie, bald haben sie einen kurzen Stiel. Sie sind meist 4—5 mm lang, zylindrisch oder verkehrt-keilförmig. Die Perigonblätter sind gleichlang, linealisch-lanzettlich, stumpflich und undeutlich stachelspitzig, von 3 undeutlich sichtbaren Nerven durchzogen; ihre Farbe ist grün oder rötlich, der Rand weiß-häutig. Die Zahl der Staubblätter ist schwankend, im südlichen Europa sind meist alle 6 vollzählig vorhanden, auf den Nordseeinseln überwiegt die 3-Zahl (Fig. 77, 9 u. 10). Die Blüten, die vom Mai bis zum Herbste erscheinen, öffnen sich morgens zwischen 6 und 7 Uhr, wobei die Perigonblätter nur auf 30—40° spreizen. Der eiförmig-pyramidale Fruchtknoten endigt in einen äußerst kurzen Griffel, der die 3 blaß-purpurroten mit sehr langen glashellen Papillen besetzten Narben trägt; diese sind horizontal oder wenig schräg aufwärts gedreht, reichen also nicht bis an das obere Ende des Perigons. Die Antheren springen etwa von 9 Uhr ab auf. Um Mittag schließt sich die Blüte wieder. Fremdbestäubung ist danach nicht ausgeschlossen, aber wenig wahrscheinlich, da der Pollen im Perigon bleibt und zum größten Teile direkt mit den Narben in Berührung kommt (22, S. 391). Häufig öffnet sich das Perigon gar nicht, die sehr kurzen Antheren und die Narben bleiben eingeschlossen, die Blüten sind kleistogamisch (23, S. 27) (Fig. 77, 5 u. 8).

Die Frucht (Fig. 77, 6 u. 7) ist nur etwa $^2/_3$ so lang als die Perigonblätter, sie ist eine einfächerige, verkehrt-keulenförmige, oberwärts zugespitzte dreiseitige Kapsel von Strohfarbe mit glänzender Epidermis. Die Samen (Fig. 77, 11) sind sehr klein, kastanienbraun oder auch rostfarben und haben kein Anhängsel.

21. Juncus supinus Mönch. Sumpfbinse.

Wie die vorige Art ist auch diese von dichtrasenförmigem Wuchs und besitzt dünne fast fadenförmige Blätter, die in ihrer Spreite undeutlich quer-

fächerig sind, aber sie ist ausdauernd, was schon das Vorhandensein der sterilen, nicht in einen Blütenstand endigenden Blattrosetten anzeigt (Fig. 80, 1).

Die Standorte der Pflanze sind außerordentlich wechselnd und damit ändert sie auch in ihrer Tracht sehr ab. Am häufigsten wächst sie in Sümpfen oder auf feuchtem bis nassem Sande, wo sie oft sehr schnell den kahlen Boden mit ihren rötlichen Rasen bedeckt. So findet sie sich auch in Gräben, an und in Wasserlachen, an Ufern und auch in feuchten Heiden. Gerät der Standort unter Wasser, so kann sie sich im flachen Wasser schwimmend erhalten oder auch ganz untergetaucht leben, im letzteren Falle natürlich ohne Blütenentwickelung. Meist wächst *J. supinus* sehr gesellig und ist auf kalkarmem Boden durch den größten Teil des Gebietes verbreitet; im norddeutschen Flachlande ist er meist häufig, auch auf den Nordseeinseln. Im mitteldeutschen Berglande findet er sich meist zerstreut, im Alpengebiete vereinzelt. In den Alpen von Tirol ist er bis zu einer Höhe von 1800 m beobachtet worden. Im eigentlichen Mittelmeergebiete fehlt die Art fast ganz, ist aber noch bei Görz, in Kroatien, in Bosnien und Montenegro gefunden. Außerhalb des Gebietes ist *J. supinus* durch fast ganz Europa mit Ausnahme des arktischen, verbreitet, fehlt aber in Ost-Rußland und im südlichen Teile der 3 Mittelmeerhalbinseln. Sonst wächst er in Ost-Afrika, auf Madera und den Azoren. Die Angabe in Nordamerika ist sehr zweifelhaft.

Die Verzweigung der Stengel dieser so sehr veränderlichen Art geschieht auf verschiedene Weise. Wächst die Pflanze, wie gewöhnlich auf feuchtem Boden, zu einem dichten kleinen Rasen heran, so erfolgt, ähnlich den einjährigen Arten, die Sproßvermehrung aus den Achseln der Laubblätter der Grundblattrosetten. Die Vermehrung der Rasen, besonders an nassen Standorten, geschieht durch sympodiale Bildungen, und so sind die Bestockungsverhältnisse dann denen der meisten Arten ähnlich. Auf ein Niederblatt folgt eine aufrechte Laubblattrosette, deren erstes Blatt, also das zweite der betreffenden Sproßgeneration, welches noch niederblattartig ist oder ein kleines Laubblatt darstellt, in seiner Achsel den Fortsetzungssproß trägt. Das Stengelglied zwischen dem ersten und zweiten Blatte jeder Sproßgeneration ist meist mehr oder weniger gestreckt, namentlich auf nassem Schlamm, bei wechselndem Wasserstand etc. mitunter stark (bis 5 cm) verlängert (23. S. 11). Lebt die Pflanze ganz untergetaucht, so kommt oft keine oder nur sehr schwache Blütenstandsbildung zustande, vielmehr verlängern sich alle aus den Blattrosetten entspringenden Sprosse, wurzeln an jedem Knoten und erzeugen dort wieder eine Blattrosette (var. *confervaceus* [St. Lager]). An trockenen Orten steht der Stengel wenigstens anfangs aufrecht und ist dort 1—20 cm hoch, an feuchten steigt er auf oder liegt in der beschriebenen Weise nieder. Steht er aufrecht, so ist er auch oberwärts deutlich beblättert. Nicht selten ist der Stengel am Grunde knotig bis fast knollig angeschwollen, weshalb die Art auch zeitweise von Linné und später von anderen Schriftstellern als *J. bulbosus* bezeichnet worden ist. Die Entstehung der knotigen bis knolligen Anschwellung ist mitunter auf die zeitweilige oder dauernde Trockenheit des Bodens zurückgeführt worden, ich muß aber Raunkiär zustimmen, daß kräftig ausgebildete Anschwellungen sich auch nicht selten an dauernd nassen, schlammigen Orten finden, besonders an saueren Heidelokalitäten (var. *nodosus* Lange). Wenn die Pflanze in sehr flachem Wasser wächst, so daß die Blätter noch über die Oberfläche ragen, so wurzeln entweder die Stengel noch an den Knoten (var. *uliginosus* [Roth]) oder es finden sich auch Formen, an denen der oft reich verzweigte Stengel an der Oberfläche schwimmt (var. *fluitans* [Lam.]).

Ebenso wie die Tracht der Pflanze, so ist auch der anatomische Aufbau sehr veränderlich. Bei den häufigsten an der Luft wachsenden Pflanzen sind die Verhältnisse etwa folgende: Die Epidermis des Stengels besitzt ver-

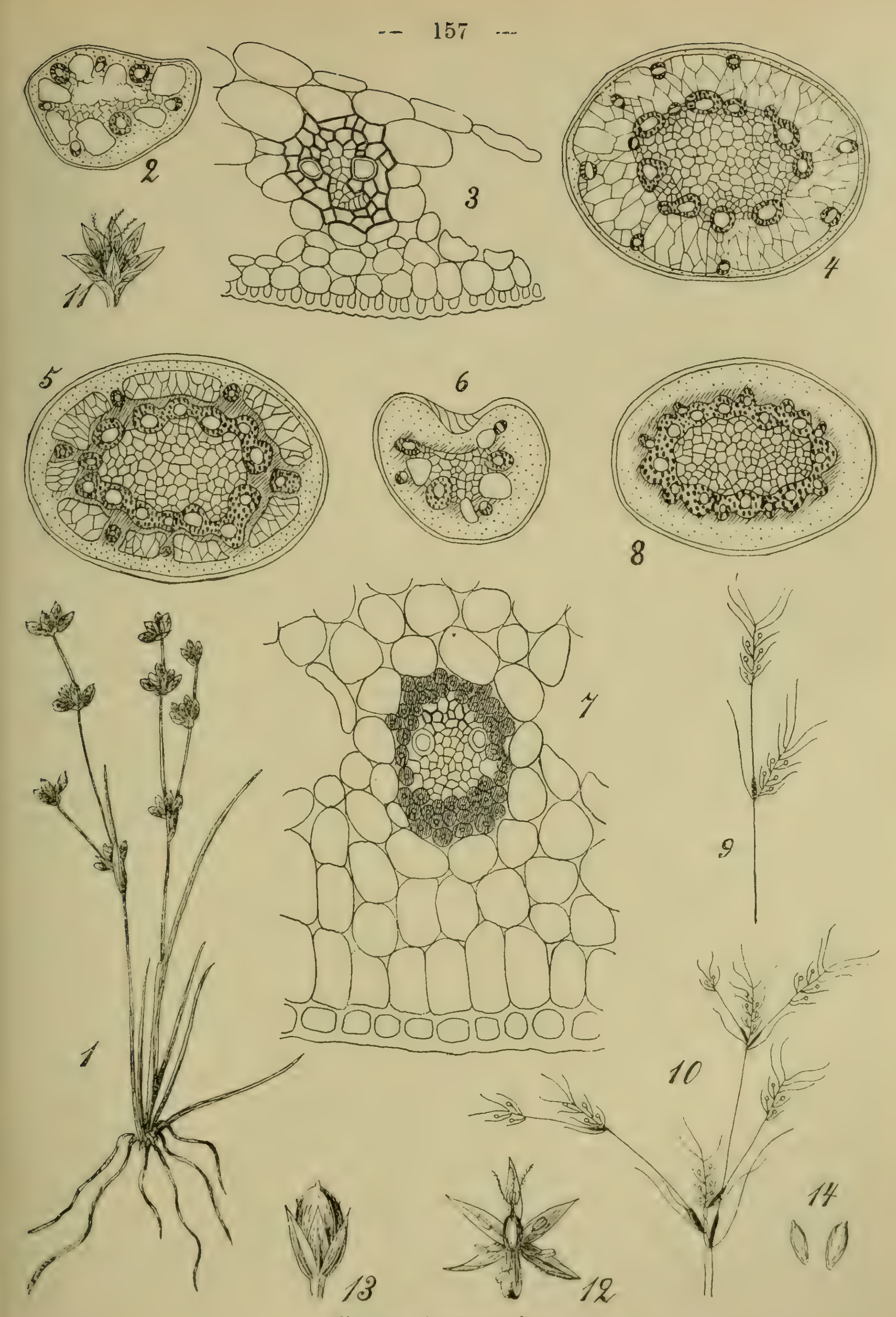


Fig 78. *Juncus supinus.*
1 Habitusbild der auf dem Trockenen fruchtenden Pflanze 1 : 1. 2—4 vom nassen Standorte, 2 Blattquerschnitt mit großen Luftkanälen und zerfallendem Mark, 55 : 1. 3 Gefäßbündel aus 2; mechanische Elemente schwach, 550 : 1. 4 Stengelquerschnitt mit stark reduziertem grünem Gewebe, Rindenparenchym aufgelöst, ebenso der mechanische Ring, 55 : 1. 5 Stengelquerschnitt von mäßig feuchtem Standort, 55 : 1. 6—8 vom trockeneren Standort (wie oben 2—4), mechanische Elemente und grünes Gewebe stark entwickelt, Luftgänge zurücktretend, 55 resp. 550 : 1. 9, 10 Schema der Blütenstände. 11 Blüte im weiblichen, 12 im zwittrigen Stadium, vergr. 13 Frucht, 3 : 1. 14 Samen, vergr. (1, 11—14 nach Reichenbach; 9, 10 nach Buchenau; das übrige nach Graebner, Heide.)

hältnismäßig niedrige, unregelmäßige Zellen, die auf der Flächenansicht bis 20mal länger als breit sind, mit meist dünnen Wänden. Die ziemlich kleinen Spaltöffnungen ragen etwas über die Oberfläche hervor. Nach dem Grunde zu ist das Rindengewebe meist sehr zerklüftet, oberwärts besitzt es bei der normalen Landform 2 Reihen breiter, palissadenartiger Zellen, an die einige Kreise rundlicher Parenchymzellen angelagert sind und zwischen denen zahlreiche Interzellularräume sich hinziehen. Das Mark bleibt meist parenchymatisch dünnwandig. An den größeren Gefäßbündeln befinden sich Bastbeläge, an den kleineren äußeren nur Bastsicheln. Die Gefäßbündel enthalten dünnwandiges Parenchym (6, S. 57). Der Stengel dieser aufrechten Form ist durch den geschlossenen mechanischen Ring ganz biegungsfest gebaut (Fig. 78, 8). Bei den Exemplaren nasser Orte rückt der Gefäßbündelring mehr in die Mitte, das chlorophyllführende Rindenparenchym tritt zurück, das chlorophyllose Rindengewebe bildet sich immer mächtiger aus und verwandelt sich allmählich in ein luftführendes Maschenwerk, welches nur aus den stehengebliebenen Wänden abgestorbener und zerstörter Zellen besteht. Fig. 78, 5 stellt ein Übergangsstadium dar, sie stammt von einer Pflanze, die am Ufer eines Sees wachsend, zeitweise überschwemmt worden war, zeitweise sich aber auf ziemlich trockenem Boden befunden hat. Die wohl ursprünglich als Blütenstengel angelegten Sprosse waren ausgewachsen und niedergelegt. Fig. 78, 4 zeigt den Bau des typischen im Schlamm kriechenden Stengels; der mechanische Ring, der schon bei Fig. 78, 5 einige Lücken aufweist, hat sich völlig aufgelöst und im Rindenparenchym finden sich nur mehr die Blattspurbündel zerstreut; das chlorophyllführende Gewebe besteht meist nur aus einer Zelllage unter der Epidermis (36, S. 639). — Raunkiär (**154**, S. 404) rechnet den Stengel nach seinem anatomischen Verhalten dem *J. lampocarpus*-Typus zu, da bei der Landform nur eigentlich die schwächere Ausbildung der Gefäßbündel und der schwächere Bastbelag von *J. lampocarpus* abweichend gestaltet sind.

Die unteren Blätter besitzen eine hellgrüne bis purpurne, ziemlich schmale Scheide, die oberwärts in 2 stumpfliche Öhrchen vorgezogen ist; diese erscheinen dadurch, daß sie sich einrollen, oft spitz. Die Blattspreite ist dünn und borstlich bis fadenförmig; oberseits ist sie mehr oder weniger rinnig. Ihre Länge ist je nach dem Standorte verschieden, im Wasser sind sie oft stark verlängert. Ähnlich wie *J. obtusiflorus* besitzt die Blattspreite nicht nur einen sondern mehrere Luftgänge in der Längsrichtung. Im übrigen ist der anatomische Bau des typischen Luftblattes folgender: die Epidermiszellen sind nicht so lang gestreckt wie beim Stengel, die der Oberseite groß, blasenförmig. Das Mesophyll besteht aus 1—2 Reihen rundlicher Zellen. Mark ist in Gestalt spinnwebiger Fetzen in den Luftkanälen vorhanden. Von mechanischer Verstärkung ist nur ein Belag um die Leitbündel entwickelt; die Leitbündel selbst liegen etwa in 2 Kreisen. Die Blattspreite besitzt in der Epidermis regelmäßigere Zellen als der Stengel, am oberseits rinnigen Grunde der Spreite befinden sich blasenförmige Zellen. Unter der Epidermis liegen 2 Reihen rundlicher oder etwas nach außen gestreckter chlorophyllführender Zellen, auch die die Gefäßbündel umgebenden Zellen besitzten Chlorophyll. Die Gefäßbündel sind von einem Bastbelag, der innen stärker ist, umgeben, während die größeren innen ziemlich unregelmäßig verteilt in den Zwischenwänden der Luftkanäle liegen, sind die kleineren Gefäßbündel der Epidermis genähert. Die Luftgänge in der Längsrichtung sind von unvollständigen Querwänden unterbrochen (6, S. 58). Ähnlich wie der Stengel zeigen auch die Blätter bei den Pflanzen verschiedener Standorte tiefgehende anatomische Verschiedenheiten. Fig. 78, 6 stellt den Querschnitt eines Blattes von trockenem Boden dar; er zeigt die mächtige Ausbildung des chlorophyllführenden Gewebes, welches wie aus Fig. 80, 7 ersichtlich ist, aus palissadenartigen Zellen besteht. Zwischen den Gefäßbündeln sind

die Luftlücken mäßig groß, in der Mitte des Blattes liegt ein Markparenchym. Die großen Zellen der oberen Epidermis zeigen seitlich verbogene Radialwände. Die Kutikula ist stark entwickelt (Fig. 78, 7) und jedes Bündel von einem Strange stark verdickter Bastzellen umgeben. In den Blättern von nassen schlammigen Orten (Fig. 78, 2 u. 3) tritt das Blattparenchym sehr zurück; es besteht nur noch aus große Interzellularen zwischen sich lassenden Zellen. Die Luftkanäle werden größer und größer, das Mark wird resorbiert und schließlich stellt das ganze Blattinnere einen großen Luftraum dar. Der Bastbelag der Bündel, die durch die Verminderung des chlorophyllhaltigen Gewebes näher an die Peripherie rücken, ist äußerst dünnwandig (36. S. 640). — Wohl wenige Pflanzen sind imstande, in so weitgehender Weise ihren anatomischen Bau den gänzlich veränderten Standortsbedingungen anzupassen; wenige sind überhaupt so plastisch, daß sie als gesunde Pflanzen ohne Schädigung ihres Gedeihens unter so wechselnden und verschiedenartigen Lebensbedingungen zu wachsen und die Standorte zu behaupten vermögen (wie etwa auch *Polygonum amphibium.*)

Der Blütenstand ist meist aufrecht, mehr oder weniger zusammengesetzt, doldenartig verzweigt, im übrigen aber sehr vielgestaltig. Die gewöhnliche Form auf feuchtem nicht überschwemmtem Boden, auf nassen Grasplätzen, am Rande der Sümpfe und auf anmoorigem Grunde mit aufrechtem meist nicht über 1 dm hohem Stengel (var. *nodosus* Lange), hat einen Blütenstand, der oben in ein Köpfchen endigt, darunter noch 1—2, seltener 3 Zweige trägt (Fig. 78, 9). Das Hüllblatt hat gewöhnlich eine ziemlich lange laubige Spitze, überragt den Blütenstand aber meist nicht. Das nächste Blatt ist bereits hochblattartig und hat eine breite meist rote weiß umsäumte Scheide, seine Spitze ist auch meist mehr oder weniger krautig. Sehr schwache Exemplare, die nur wenige cm hoch sind, besitzen oft nur ein einzelnes Köpfchen (var. *pygmaeus* Marss.) und dieses ist mitunter sogar nur einblütig. Diese einblütigen Formen sind einjährigen, bereits im ersten Jahre schwach blühenden Pflanzen sehr ähnlich. Die Zweige oberhalb des gestreckten Internodiums tragen bei den meisten verzweigten Blütenständen (Fig. 78, 10) entweder noch einen Zweig zweiter Ordnung, selten deren 2 oder mehrere, oder schreiten sogleich zur Blütenbildung. Da meist nur ein Zwischenblatt vorhanden ist, beginnen die Zweige eine Sichelstellung, welche aber nur selten über 2 Glieder hinaus bis zu einem Zweige vierter Ordnung fortschreitet (7, S. 405). Öfter sind diese Zweige an den Ansatzstellen der Köpfchen knickig gebogen, so daß der ganze Blütenstand ein sehr krauses Aussehen erhält. Das Leben im nassen Schlamme oder im Wasser verändert auch den Blütenstand stark: bei der im Schlamme kriechenden und wurzelnden var. *uliginosus* (Roth) wird er meist sehr reichköpfig und -blütig, wenn auch oft schon locker, bei der flutenden var. *fluitans* (Ham.) sind die Köpfe entfernt, meist noch zahlreich, aber wenigblütig. Die untergetauchte var. *conferraceus* (St. Lager) hat einen aus meist wenigen sehr entfernten Köpfchen, die auch nur ein oder wenige Blüten tragen, zusammengesetzten Blütenstand.

Die Köpfchen sind meist wenigblütig; 2—4 Blüten sind am häufigsten, 5—6 nur an kräftigen Zweigen, hie und da bei besonders üppig entwickelten Pflanzen steigt ihre Zahl bis auf 12 oder gar 16. — Die Tragblätter der Blüten sind breit-eiförmig, stumpf, stachelspitzig, fast ganz häutig, kürzer als die Blüten: die unteren haben einen roten Mittelnerven, die oberen nicht selten einen grünen. In der Mitte jedes Köpfchens findet sich noch ein Büschel von sterilen Blättern, welche aber nicht wie bei anderen Arten dieser Gruppe abgestorben, sondern frisch und lebensfähig sind (7. S. 406). Bei günstiger Witterung, d. h. bei genügender Feuchtigkeit und Wärme, kann man wohl an jedem Blütenstande nach oder während der Fruchtreife beobachten, daß die krautigen Spitzen der obersten Hochblätter (der „sterilen Tragblätter“) sich verlängern, die Achsen-

spitze fortwächst und nachdem einige (etwa 4—5) Übergangsformen gebildet sind, über den Blüten die Bildung echter Laubblätter in Rosettenstellung beginnt. Es bildet sich ein Laubtrieb (Fig. 79). Durch die Vergrößerung dieser Triebe, dann auch durch die Herbst- und Winterfeuchtigkeit und die Winde wird der Blütenstand allmählich niedergelegt, die Laubtriebe bilden Wurzeln und ergänzen sich so zu selbständigen jungen Pflanzen (Fig. 80). Je nässer der Standort wird, desto mehr tritt (vgl. oben) die Blütenbildung in den Hintergrund. Die Armblütigkeit der Blütenstände kommt oft durch das Fehlschlagen der Blüten in den Achseln der Tragblätter zustande. Wie fast stets die Rückbildung der geschlechtlichen Reproduktionsorgane mit ungeschlechtlicher Vermehrung, der Ent-



Fig. 79. *Juncus supinus* mit jungen Pflanzen im Blütenstande, 1 : 1. (Aus Graebner, Pflanzenwelt.)

wickelung der vegetativen Teile Hand in Hand geht, so auch hier. Die Sprossung aus den Blattachseln wird zahlreicher und zahlreicher, so daß sich schließlich alle Übergänge finden zwischen dem typischen, an den Zweigspitzen durch Schopfbildung sprossenden Blüten- resp. Fruchtstande und den mit gestreckten Stengelgliedern stets aus dem zweiten Blatte eine neue Sproßgeneration treibenden, oben beschriebenen rhizomartigen Sympodien.

Die Blüten sind meist 3,5—4 mm lang; ihre etwa gleichlangen Perigonblätter sind länglich und 3nervig, grün oder meist mehr oder weniger rötlich überlaufen; sehr auffällig ist die mit lebhaft gefärbten, kastanienbraunen Perigonblättern versehene Rasse *Kochii* (F. Schultz). Die äußeren Perigonblätter sind spitz, die inneren (mit Ausnahme von *Kochii*) stumpf. Staubblätter sind meist nur 3 vorhanden, nur bei der Rasse *Kochii*[1]), bei der die Antheren etwa halb so lang sind als die Staubfäden, sind in der Mehrzahl der Blüten 6 Staubblätter ausgebildet.

[1]) Diese meist auch durch ihren kräftigen Wuchs auffallende Rasse wächst vorzugsweise im Gebiete der Atlantischen Flora, östlich ist sie bis zu den Rheinischen Gebirgen und bis zum Harz beobachtet.

Zur Blütezeit, die etwa vom Juli bis zum Herbste dauert, sind deutliche Pulse zu bemerken. Der Griffel ist sehr kurz, aber deutlich. Die verlängerten Narben schieben sich nicht aus der Spitze des Perigons hervor; die Perigonblätter öffnen sich etwa zwischen 6 und 7 Uhr morgens und spreizen dann bis auf 180° und darüber (Fig. 78, 11 u. 12). Die blaßroten Narbenschenkel mit den sehr langen glashellen Papillen sind widderhornförmig in fast horizontaler Lage gewunden. Zwischen 8 und 9 Uhr beginnen die Antheren aufzuspringen. Schon bald nach Mittag erheben sich die Perigonblätter allmählich wieder und gegen 6 Uhr abends liegen sie dem Fruchtknoten wieder fest an. In manchen Blüten findet das Schließen des Perigons erst von Mittag des zweiten Tags an statt, so daß die Blütendauer entweder $^1/_2$ oder $1^1/_2$ Tag dauert. Während der letzten Zeit sind



Fig. 80. *Juncus supinus.*
Dieselbe Pflanze wie Fig. 79 im Jahre darauf mit selbständig gewordenen Pflanzen des Blütenstandes, 1 : 1. (Aus Graebner, Pflanzenwelt.)

wahrscheinlich die Narben noch empfängnisfähig (22. S. 396). An warmen, schwülen Tagen sah ich in der Lüneburger Heide, wo die Pflanze sehr häufig ist, auch nachmittags mitunter zahlreiche geöffnete Blüten.

Die Frucht (Fig. 78, 13) ist zur Reifezeit wenig länger als die Perigonblätter, von eiförmig-zylindrischer Gestalt, dreiseitig; oben ist sie stumpf und stachelspitzig, innen einfächerig. Die Farbe der Epidermis ist grün, rötlich oder rotbraun, glänzend. Die Samen (Fig. 78, 14) sind klein, durchsichtig-rotbraun.

22. Juncus acutiflorus Ehrh. Spitzblütige Binse, 23. J. atratus Kroeker Schwarzblütige B., 24. J. alpinus Vill. Alpen-B., 25. J. anceps De Lah. Zweifelhafte B., 26. J. lampocarpus Ehrh. Glanzfrüchtige B.

Die obengenannten Arten sind untereinander und mit noch einigen andern im benachbarten Mittelmeergebiete sehr nahe verwandt und deshalb zu einer Ge-

samtart *Juncus lampocarpus* A. u. G. vereinigt worden (3, S. 466 ff.). Von allen Arten sind sie durch die sehr deutlich (nicht undeutlich) querwandigen Blätter unterschieden, deren Querwände sich schon beim Befühlen der Blätter als derbe Knoten bemerkbar machen. Die Grundachsen sind bei allen deutlich kriechend und zwar verlängert, so daß zwischen je zwei aufrechten Stengeln ein deutlicher Zwischenraum bleibt. In ihrem ökologischen Verhalten, dem anatomischen Bau und dem morphologischen Aufbau zeigen die Arten so mannigfache Unterschiede, daß es zweckmäßig erscheint, sie in der Behandlung zu sondern.

J. acutiflorus Ehrh., der auch öfter als *J. silvaticus* Reichard bezeichnet wird, wächst ähnlich dem *J. obtusiflorus* in Waldsümpfen, auf Mooren, auf feuchten Wiesen und Triften, dann auch in Gräben und feuchten Gebüschen. Oft bildet er größere Bestände, hie und da findet man ihn aber auch einzeln, horstweise in den Gebüschen oder namentlich zwischen höheren kräftigeren Wiesen- und Sumpfkräutern. Im größten Teile Mitteleuropas ist die Art zerstreut und stellenweise häufig, sie nimmt aber nach Norden und Osten stark ab; so fehlt sie schon in Schleswig nördlich von Flensburg und in Ostpreußen, in Westpreußen ist sie sehr selten. Auch für Niederösterreich ist *J. acutiflorus* bereits zweifelhaft, während er sicher noch im Österreichischen Küstenlande beobachtet ist. In den Alpen von Tirol steigt er etwa bis 1000 m an. Außerhalb des Gebietes ist er für Dänemark zweifelhaft, wächst aber auf den Britischen Inseln und weiter im ganzen westlichen und südlichen Europa, auch ragen seine Standorte noch in das westliche Rußland hinein. Die Angaben der Art in Asien sind sämtlich zweifelhaft oder falsch.



Fig. 81. *Juncus acutiflorus.*
1 Blütenstand 1:1. 2 Blütenköpfchen der var. multiflorus, 1:1. 3 Blattscheide, vergr. 4 Blüte im Längsschnitt, das stark entwickelte Schwellpolster zeigend, vergr. 5 Blüte geöffnet, vergr. 6, 7 Früchte, vergr. (1, 2, 5—7 nach Reichenbach, 3, 4 nach Buchenau.)

Die Grundachse, die in der äußeren Tracht der von *J. obtusiflorus* ziemlich ähnlich ist, kriecht namentlich in nassem lockeren Boden ziemlich weit,

ist dort auch reich verzweigt und bildet dadurch meist ziemlich große Rasen von verschiedener Dichtigkeit, denn je nach der Feuchtigkeit und Festigkeit des Bodens sind die Stengelglieder der Grundachse kürzer oder länger; von 0,5 cm strecken sie sich bis 2 cm. In den Kulturen der botanischen Gärten ist zu beobachten, daß in frisch mit lockerer Erde beschickten Behältern die Grundachse zunächst schlank kriecht, um mit der zunehmenden Dichtigkeit der Erde (wie auch bei anderen Arten) immer kurzgliedrigere dichtere Rasen zu bilden. Auch die Dicke der Grundachse, die bis 8 mm betragen kann, schwankt erheblich. In ihrem anatomischen Verhalten schließt sie sich im wesentlichen der von *J. lampocarpus* an. Der Fortsetzungssproß entspringt jedesmal aus der Achsel des 2. Niederblattes.

Der Stengel steht meist ziemlich starr aufrecht und schwankt in der Höhe zwischen 3 und 9 dm, seltener wird er noch höher; hie und da ist er am Grunde, seltener auch in seinen oberen Teilen aufsteigend. Am Grunde ist er meist stark, oberwärts schwächer zusammengedrückt. Die Blätter befinden sich nicht nur am Grunde, sondern auch im oberen Teile des Stengels sitzen noch Laubblätter. Ähnlich wie bei *Juncus supinus* ist auch bei dieser Art der Stengelgrund mehr oder weniger stark knollig angeschwollen (20, S. 75). Die Schwellung ist wohl durch die Standortsverhältnisse bedingt; ich beobachtete sie besonders bei Verdichtung des Bodens, wenn die Pflanze längere Zeit an einer Stelle gewachsen und die oben erwähnte Verkürzung der Stengelglieder der Grundachse eingetreten war. Der Stengel besitzt sehr hohe Epidermiszellen, die auf der Flächenansicht etwa bis 15 mal so lang als breit sind, zwischen den Spaltöffnungen sind sie viel kürzer; sie haben sehr verdickte Außenwände, auch die Längs- und Querwände sind bis zur Breite der Zellumina verdickt. In den unteren Stengelgliedern ist das Assimilationsgewebe als schmale Streifen rundlicher parenchmatischer Zellen ausgebildet, nach der Spitze des Stengels zu ordnen sich die Zellen mehr und mehr in 2 Kreise und werden deutlich schlank, palissadenförmig. Am Grunde des Stengels ist das ganze Gewebe z. T. in große Luftgänge zerklüftet. Die Gefäßbündelanlage und mechanische Verstärkung ist der von *J. lampocarpus* sehr ähnlich. Das Mark ist ungefächert, es besteht aus parenchymatischen Zellen und schwindet später (6, S. 59).

Die Blätter besitzen eine meist zusammengedrückte Scheide, die an den unteren Blättern meist braun bis graubraun gefärbt ist (Fig. 81, 3). An den oberen Blättern ist die Scheidenmündung in 2 stumpfe Öhrchen vorgezogen. Anatomisch ist die Blattscheide dadurch ausgezeichnet, daß die Epidermiszellen meist noch höher sind als beim Stengel; auf der Flächenansicht sind sie ziemlich breit. An der breitesten Stelle der Scheide finden sich innen 2—4 Schichten von Palissadenzellen, die etwa 2—4 mal länger als breit sind. Die Mitte nimmt meist eine weite Längshöhle ein, nach den Rändern zu liegen zwischen den großen Gefäßbündeln noch mehrere kleinere. Die Gefäßbündel selbst sind etwa in 3 Kreisen angeordnet, die größeren der oberen Epidermis genähert und mit dieser durch ein chlorophylloses Parenchym verbunden. Die mit ihnen etwa abwechselnden mittleren und kleinen Bündel lehnen sich an das Assimilationsgewebe an. Die mechanische Verstärkung geschieht nur durch die Gefäßbündelbeläge, hie und da findet sich ein mechanischer Strang in dem deckenden Hautrande der Scheide (6, S. 60). Die Blattspreite fehlt den unteren Blättern ganz oder ist dort sehr kurz, an den oberen 2—3 ist sie mehr oder weniger länger. Dort hat sie auf ihrer Oberseite auch am Grunde keine Spur einer Rinne, sondern ist völlig stengelähnlich gestaltet, läßt also keine Fläche erkennen (23, S. 14; 56 S. 55 630), ist vielmehr fast stets deutlich seitlich zusammengedrückt. Dies leitet nach Buchenau (23, S. 15) über zu den schwertförmigen Blättern, wie sie bei keiner unserer Arten, aber bei *J. xiphioides* vorkommen.

Die Spreite der stengelständigen (**56**, S. 55) Blätter ist meist gekrümmt und sehr deutlich querfächerig, sie erreicht die Spitze des blütentragenden Stengels nicht. Im Querschnitt sind die Spreiten deutlich radiär gebaut (**56**, S. 55), die Epidermiszellen haben schwächere Wände als beim Stengel, unter ihnen liegen 2—4 Reihen sehr schlanker Palissadenzellen. Die Gefäßbündel stehen in 3 Kreisen, deren innerer, aus größeren Bündeln bestehender in den zentralen Hohlraum des Blattes vorspringt. Das Mark ist ursprünglich parenchymatisch, schwindet aber bald. Der zentrale Hohlraum (Röhrenblätter; **56**, S. 494) ist von festen, deutlich hervortretenden Querwänden unterbrochen (6, S. 60).

Am Stengel wie an den Blättern finden sich mitunter Rauhigkeiten, die nach Buchenau auf eine wohl krankhafte Runzelung der Epidermis zurückzuführen sind (*J. rugosus* Steud.).

Der Blütenstand ist aufrecht, meist sehr zusammengesetzt rispig verzweigt (Fig. 81, 1). Die Hauptäste stehen meist aufrecht, die Seitenäste sind abstehend; beide tragen zahlreiche Köpfchen. In allen wesentlichen Zügen stimmt der morphologische Aufbau des Blütenstandes mit dem von *J. lampocarpus* überein, nur sind im allgemeinen, nicht durchgreifend, bei *J. acutiflorus* die Verzweigungen noch erheblich reicher, die Köpfchen dagegen kleiner; die letzteren sind meist 4—7 mm breit und 5—8-, selten 10- oder noch mehrblütig. Buchenau beschreibt (7, S. 403) einen Blütenstand, der nicht ungewöhnlich groß war und 12 Zweige erster Ordnung nach $^2/_5$ Stellung trug. Der kräftigste Zweig, der noch 9 Zweige 2. Ordnung trug, enthielt 32 Köpfchen, der 8.—12. hatten nur je 1 Köpfchen. Die Gesamtzahl der Köpfchen betrug 76. Die Gestalt des Blütenstandes ist indessen nicht selten Abweichungen unterworfen; sehr selten ist der Gesamtblütenstand nicht so locker wie geschildert, sondern durch Verkürzung der Stengelglieder dicht geknäuelt (var. *confertus* Lange); die Pflanze erhält dadurch ein sehr abweichendes Aussehen. Bei dieser Art ist auch die durch *Livia juncorum* veranlaßte Hemipteren-Galle nicht selten, hie und da sogar sehr verbreitet. Diese schopfigen Büschel dürfen nicht mit den erwähnten dichten Blütenständen verwechselt werden. — Bei Zwergformen (var. *Wulfeni* [Mielichh.]) ist der Blütenstand mitunter sehr armblütig; solche Formen finden sich besonders an trockneren Orten.

Bemerkenswert ist eine auf Torfmooren vorkommende Form (var. *multiflorus* Weihe), die aber trotz ihrer Abweichungen vielleicht nur eine Abart darstellt, in Gärten anscheinend nicht konstant bleibt. Bei ihr bildet der Blütenstand erheblich weniger Köpfchen aus als an der normalen, die einzelnen Köpfchen sind aber größer, meist 6—8 mm breit und enthalten 8—20 Blüten (Fig. 81, 2). Dazu sind auch die Blüten größer und die Perigonblätter erreichen die Länge der Kapsel, die öfter kürzer geschnäbelt erscheint.

Am Grunde des Blütenstandes steht nur ein einzelnes Hüllblatt, welches aufwärts gerichtet ist und meist die Länge des Gesamtblütenstandes nicht erreicht. Die rotbraunen Tragblätter der einzelnen Blüten sind eiförmig-lanzettlich und haben eine grannenartige Stachelspitze, sie sind fast ganz häutig und bleiben viel kürzer als die Blüten.

Die Blüten (Fig. 81, 4 u. 5) sind zur Blütezeit (im Juni und Juli) meist etwa 3 mm lang, später verlängern sie sich bis auf etwa 3,5 mm (vgl. var. *multiflorus* Whe.). Ihre Farbe ist meist ein deutliches Rotbraun, seltener geht sie mehr ins Braune oder Gelbliche. Bleiche Blüten hat var. *pallescens* Bluff u. Fingerh., die meist krankhaft sein dürften. Die Perigonblätter sind ungleich lang; die äußeren kürzer, von lanzettlicher Gestalt und lang zugespitzt, die inneren sind dagegen deutlich breiter, breit-lanzettlich, an der Spitze etwas zurückgekrümmt und dort fast begrannt, ihre Ränder deutlich häutig-durchscheinend. Die Staubblätter scheinen stets zu 6 vorhanden zu sein. Der Griffel erreicht etwa

die Länge des Fruchtknotens. Die Art ist ausgezeichnet protogynisch. Die Blüten öffnen sich morgens, die langen hellpurpurn gefärbten Narben richten sich auf und ragen aus dem Perigon hervor; ihre langen glashellen Papillen glänzen in der Sonne. Dieses weibliche Stadium dauert den ganzen Vormittag, erst um Mittag öffnen sich auch die Antheren. Abends schließt sich anscheinend stets die Blüte wieder, so daß auch hier die Blütezeit nur einen Tag dauert. In den geöffneten Blüten ist das Schwellgewebe stark entwickelt; seine turgeszierenden Zellen treten wie hellglänzende Bläschen hervor (23, S. 4). Das Aufblühen erfolgt wahrscheinlich in ausgeprägten Pulsen (22, S. 380). Lidforss (**112**, S. 294), der eine Reihe von *Juncus*-Arten untersuchte, fand bei allen, auch bei Arten dieser Gruppe, reichlich Stärke im Pollen; dieser wird bei *J. articulatus* wohl gleichfalls ausschließlich durch den Wind verbreitet (**70**, S. 200). Nach Hansgirg (**63**, S. 59) sind die Blüten der meisten Arten (auch dieser Gruppe) anombrophob.

Die Frucht (Fig. 81, 6 u. 7), welche die Perigonblätter stets deutlich überragt, ist aus dreiseitig-eiförmigem Grunde allmählich in einen langen Schnabel verschmälert; die Seitenflächen sind flach oder konkav, rotbraun bis kastanienbraun und glänzend. Innen ist die Kapsel deutlich einfächerig. Die kleinen Samen sind durchsichtig, rotbraun und besitzen fast kein Anhängsel. Ist die Kapsel aufgesprungen, so quillt auch bei dieser Art die Epidermis der Samen auf, diese werden durch die Vergrößerung herausgedrückt und sitzen wie Schleimklümpchen an der Kapsel (23, S. 25).

J. atratus Krocker ist in seinem Auftreten dem vorigen oft ähnlich; er wächst mehr an kurzrasigen feuchten Triften, dann auch namentlich an Sumpfrändern, in Gräben und an Ausstichen und zwar besonders auf kahl gelegtem (oder kahl gespültem) Sandboden, auf dem Wasser (öfter mit Eisen etc. verschmutztes) in kleinen Lachen stagniert. Er ist fast nur im östlichen Gebiete verbreitet und ersetzt dort anscheinend in gewissen Gegenden den *J. acutiflorus*; an der Ostsee scheint er in unmittelbarer Nähe der Küste zu fehlen, geht aber bereits im mittleren Norddeutschland bis zur Oder und Elbe (Magdeburg) westwärts. In Mitteldeutschland ist *J. atratus* noch am Main, in Süddeutschland am Rhein beobachtet. Im Gebirge steigt er mäßig hoch, so in Tirol bis fast 1200 m. Außerhalb des Gebietes ist er südlich bis zur Lombardischen Ebene und der nördlichen Balkanhalbinsel, östlich bis zum mittleren und südlichen Rußland, dem Kaukasus und Transkaukasien verbreitet. Auch aus der Dsungarei wird er angegeben.

In seinen morphologischen Verhältnissen schließt er sich in allen Dingen dem *J. acutiflorus* an, ist aber meist kräftiger gebaut und fällt durch seine graugrüne Farbe auf. Die kriechende Grundachse hat meist mäßig verlängerte Stengelglieder, die einen lockeren Rasen bilden; hie und da, namentlich auf den erwähnten kahlen Sandstellen, werden die Rasen ziemlich dicht, so daß die Pflanzen dann fast büschelig erscheinen. Der meist aufgerichtete Stengel ist gewöhnlich starr, meist 5 dm bis über 1 m hoch, hie und da reicht er auch noch höher. Im Querschnitt ist er rundlich oder auch etwas zusammengedrückt. Die Blattscheiden der unteren Blätter haben eine dunkle Farbe, meist sind sie rotbraun bis schwarzbraun, sie glänzen nicht. Am Rücken sind die Scheiden gekielt, oben sind die der oberen Blätter in 2 stumpfe Öhrchen vorgezogen. Die Spreite ist auch im lebenden Zustande deutlich stark gestreift und etwa 5—6 kantig; die bei voriger Art erwähnte anatomische Gliederung des Assimilationsgewebes etc. tritt hier schärfer hervor. Die mechanischen Elemente erscheinen meist auch stärker ausgeprägt, die Spreite ist daher gewöhnlich starrer und gerade.

Der Blütenstand trägt am Grunde ein einzelnes Hüllblatt, welches

kurz ist und nicht die Länge des Blütenstandes erreicht; obwohl es meist starr aufgerichtet den Stengel scheinbar fortsetzt, ist der Blütenstand dadurch nicht zur Seite gedrängt. Die Äste, die nach $^1/_2$ Stellung, mit Abweichung der oberen nach $^2/_5$, angeordnet sind, sind schlank und reich verzweigt, sie stehen aufrecht oder sind abstehend. Die Köpfchen sind oft recht zahlreich. Buchenau zählte (7, S. 404) an einem Blütenstande unterhalb des Endköpfchens 11 Zweige und im ganzen 120 Köpfchen (gäbe bei 8 Blüten im Köpfchen 960 Blüten); diese sind meist kugelig, haben etwa 5 mm Durchmesser und enthalten 6(—8) Blüten, hie und da auch 9 oder 10. Die Tragblätter der Blüten sind eiförmig-lanzettlich, zugespitzt, fast stets rotbraun bis kastanienbraun und kürzer als die Blüten.

Die Blüten haben sehr kurze, nicht $^1/_5$ der Blütenlänge erreichende Stiele, die deutlich kürzer sind als die des *J. acutiflorus*. Die Perigonblätter sind meist fast schwarz, später kastanienbraun, seltener heller (bis hellbraun? var. *hungaricus* Borbàs?); an der Spitze sind sie lang zugespitzt, entweder gleichlang oder die inneren etwas länger. Die äußeren Perigonblätter sind lanzettlich, öfter, namentlich bei etwas helleren Formen, ist ein deutlicher grüner Mittelstreifen zu erkennen; die inneren sind eiförmig-lanzettlich.

Zur Blütezeit, im Juli und August, lassen sich deutliche Pulse unterscheiden. Am Abend vor der Öffnung der Blüten werden die Narben zwischen den Spitzen der Perigonblätter sichtbar. Sehr früh am folgenden Morgen streckt sich der Griffel, der fadenförmig und oft länger als der Fruchtknoten ist, und die langen blaßpurpurroten Narben mit den glashellen Papillen richten sich auf und ragen aus der Blüte hervor. Dieses weibliche Stadium dauert gewöhnlich bis zum darauffolgenden Vormittag. Dann erst springen die Antheren auf. Der Öffnungswinkel beträgt jetzt etwa 120—150°. Bereits am Mittag dieses Tages schließen sich die Blüten wieder, so daß die Blütezeit etwa 30—32 Stunden gedauert hat (22, S. 381).

Die Frucht (Fig. 82), die zur Reifezeit etwa so lang wie die Perigonblätter wird, ist dreiseitig-eiförmig, ihre Seitenflächen sind flach, oberwärts erscheint sie plötzlich in einem langen Schnabel verschmälert. Die glänzende Farbe schwankt zwischen kastanienbraun und lebhaft rotbraun. Das Anhängsel der Samen ist deutlicher als bei *J. acutiflorus*.



Fig. 82. *Juncus atratus.* Frucht ohne und mit den Perigonblättern, vergr. (Nach Reichenbach.)

J. alpinus Vill. ist in bezug auf seine Standorte wenig wählerisch; er wächst an feuchten Orten verschiedenster Beschaffenheit, am häufigsten trifft man ihn auf feuchten Wiesen und auf den Heidemooren an deren Übergangszonen zu den Niederungselementen, also auf den Übergangsmooren. Nicht selten kann man beobachten, daß wenn in einem älteren Wiesenmoore der Bestand von *Carex rostrata* als erstes Stadium des Übergangsmoores zum Heide- (Hoch-) Moore längere Zeit bestanden hat und anfängt lückig zu werden, dann *J. alpinus* sich zahlreich einfindet und den Boden im lockeren Rasen bedeckt, bis das Torf-Moos eine erhebliche Stärkung erfahren hat. Schließt sich dieses letztere, so verschwindet die Binse allmählich. Endlich ist *J. alpinus* auch auf feuchtem Sande, angeschwemmtem und sonst kahl gelegtem, hie und da häufig zu treffen, auch er vermag sich schnell zu entwickeln, ehe die betreffende Stelle wieder dicht besiedelt ist. Seine Verbreitung ist durch das ganze Gebiet recht ungleichmäßig; in einigen Gebietsteilen ist er ziemlich häufig an allen geeigneten Stellen, an andern Orten fehlt er auf weiten Strecken, so ist er beispielsweise von den Nordseeinseln nicht bekannt. In den Gebirgsmooren ist die Art öfter in Mengen zu finden und steigt dort auch ziemlich hoch, so in den Alpen des

Wallis bis etwa 2500 m. Außerhalb des Gebietes ist *J. alpinus* durch fast ganz Europa verbreitet, nach Norden bis ins arktische Gebiet, in den südlicheren Teilen Europas fast nur auf Gebirgen. Außerhalb Europas wächst er in einer auch schon in Skandinavien vorkommenden Rasse (*affinis* [R. Br.]) in Grönland und Nord-Amerika.

Die Grundachse verhält sich in ihrem morphologischen Aufbau im wesentlichen der des folgenden *J. anceps* ähnlich. Die Sproßgenerationen haben meist 4 Niederblätter, denen meist 2—4 Laubblätter folgen (**154**, S. 395). Die Knospen für die Vermehrungsprosse sitzen in der Achsel des 3. und 4. Niederblattes, das 1. Niederblatt enthält keine Knospe. Im Querschnitt zeigt die Grundachse außen eine gelbliche, mäßig flachzellige Epidermis mit einzelnen Spaltöffnungen; nach innen folgt dann eine parenchymatische 5 schichtige Rinde und hierauf ein etwa 11 schichtiges, stark mit Lufträumen durchsetztes Gewebe, an welches sich eine kräftige Endodermis anschließt, die den Gefäßbündelzylinder umgibt (Fig. 83, 2). Innen ist die Grundachse ausgefüllt mit einem parenchymatischen weißen Mark, in welchem einzelne Gefäßbündel eingestreut liegen (23, S. 6). Die Länge der Grundachsenglieder ist einigermaßen wechselnd, meist sind sie kurz, hie und da, namentlich wenn die Pflanze im Wasser wächst, erscheinen sie auch verlängert. Erhalten bleibt gewöhnlich nur eine geringe Zahl von Sproßgenerationen; die älteren sterben bald ab, daher gelingt es selten, längere Grundachsenstücke zu finden.

Der Stengel, der wie die Blätter lebhaft grün ist, strebt meist auf, seine Länge ist bei den beiden Rassen recht wesentlich verschieden: bei der in den Hochgebirgen verbreiteten Rasse *mucroniflorus* (Clairv.), die bis zur oben angegebenen Höhe ansteigt, erreicht er meist nur 1—2,5 dm, er ist dann auch ziemlich dünn, dadurch etwas schlaff und oft gekrümmt. Bei der Rasse der Ebene und der Mittelgebirge *fusci-ater* (Schreb.) ist der Stengel sehr viel kräftiger, meist bis 4, öfter aber auch bis 7 dm hoch oder noch höher. Beide Rassen, die sich auch durch die Ausbildung der Blütenstände unterscheiden (s. unten), erscheinen bei uns gut geschieden, die zuerst genannte Alpenform scheint auch ihre eigenartigen Vegetationsbedingungen zu haben, denn während unsere Form der Ebene in botanischen Gärten im allgemeinen leicht gedeiht, vermochten wir die Rasse *mucroniflorus* nicht lange zu erhalten. Der Stengel ist entweder stielrund oder etwas zusammengedrückt und trägt, wie auch bei den verwandten Arten, oberwärts Laubblätter. An überschwemmten Stellen verlängert sich der Stengel beträchtlich, legt sich ähnlich wie der von *J. supinus* zur Seite und wurzelt an den Knoten, indem sich dort zu gleicher Zeit, wie auch später im Blütenstande, junge Pflanzen entwickeln.

Nach der Anordnung der mechanischen Elemente und der Gefäßbündel etc. rechnet Raunkiär (**154**, S. 402) die Art zu den nach seinem *Luzula*-Typus gebauten (57). Die Epidermis besteht aus ziemlich gleichartigen, im Querschnitt fast quadratischen Zellen mit stark verdickten Außen- und mäßig verdickten Seiten- und Innenwänden; auf der Flächenansicht sind die Zellen schlank. Nach innen schließen sich 2—4 Reihen von palissadenartigen grünen Zellen an, die weniger schlank als bei *J. obtusiflorus*, nur etwa doppelt so lang als breit sind. Das Rindengewebe ist nur am Grunde von Luftgängen durchsetzt. Die Gefäßbündel sind fast alle in den mechanischen Ring eingelagert, nur am Grunde des Stengels sind einige auch in das Rindengewebe oder in das Mark vorgeschoben. Nach innen geht der mechanische Ring durch verdicktes Parenchym in den zentralen Luftkanal über (6, S. 60).

Die unteren Blätter sind nur auf die Scheide beschränkt, die dort rötlich bis rotbraun erscheint; an den oberen Blättern ist die Scheide grün und oben in 2 kurze gestutzte Öhrchen vorgezogen. Sie besitzt unregelmäßige, im

Querschnitt rundliche Epidermiszellen, auf der Oberseite sind sie unverdickt. Die an die Epidermiszellen angelagerten Palissadenzellen sind kürzer als die des

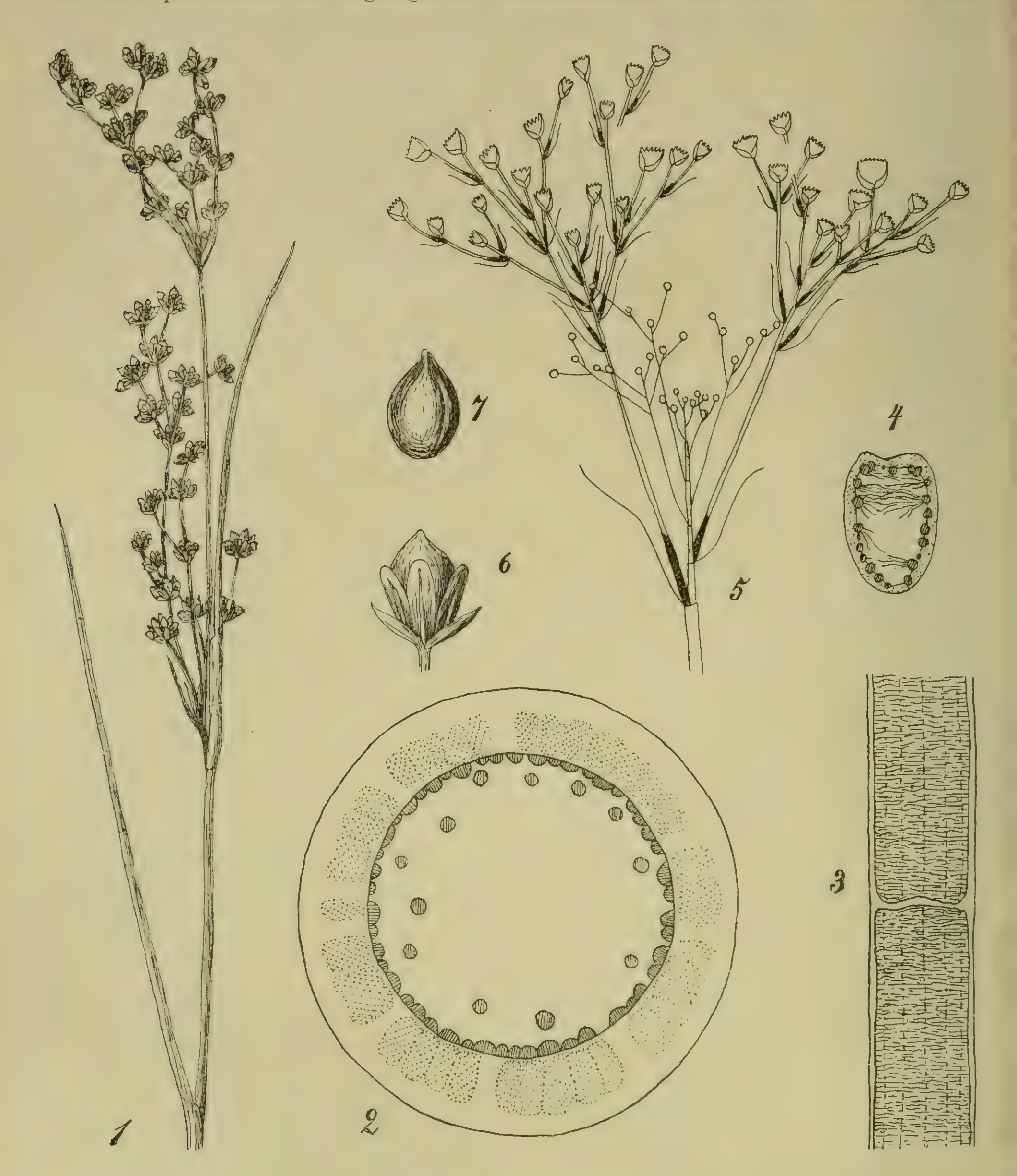


Fig. 83. *Juncus alpinus.*

1 Blütenstand, 1:1. 2 Querschnitt durch die Grundachse, 30:1. 3 Längsschnitt durch ein Blatt mit einer Querscheidewand und den spinnwebigen Markresten, 10:1. 4 Querschnitt durch ein Blatt, nahe über den Öhrchen, 10:1. 5 Schema des Blütenstandes. 6, 7 Früchte, vergr. (1, 6, 7 nach Reichenbach, das übrige nach Buchenau.)

Stengels und liegen in der Mitte der Scheide etwa in 2—3 Schichten. Die größeren Gefäßbündel sind durch längs verlaufende Luftgänge getrennt und der Oberseite der Scheide genähert, mit ihnen etwa abwechselnd liegt je ein

kleines, welches sich dem grünen Gewebe der Unter- (Außen-) Seite anlegt. Die Bastbeläge sind nur sichelartig ausgebildet, der innere (obere) Belag ist stärker (6, S. 61). Die Blattspreite läßt oberhalb der Öhrchen eine deutliche Rinne, eine Andeutung der Blattfläche erkennen, in der sich die schon früher erwähnten blasenförmigen Zellen befinden; sie ist fast stielrund bis zusammengedrückt und sehr deutlich quergefächert (Fig. 83, 3 u. 4). Die Epidermiszellen sind gleichfalls unregelmäßig, die großen und weitlumigen aber sonst denen des Stengels ähnlich gebaut. Die Anordnung der Gefäßbündel ist der von *J. acutiflorus* sehr ähnlich, der Bastbelag ist in Sichelform angelagert, die inneren Sicheln sind größer. Die Mitte des Blattes nimmt ein zentraler Luftgang ein, der von derben Querwänden unterbrochen ist (6, S. 61).

Der Blütenstand (Fig. 83, 1) steht fast stets aufrecht, ist meist zusammengesetzt bis sehr groß, seine Äste sind starr und meist verlängert, aufrecht oder seltener etwas abstehend. Die Blütenstände der alpinen Rasse *mucroniflorus* sind meist schwach, oft doldenrispig gebaut, selten rispig; meist enthalten sie nur wenige Köpfchen. Je kleiner die Pflanzen werden, desto weniger Köpfchen sind entwickelt, und diese besitzen meist nur wenige Blüten (var. *pygmaeus* [Salis-Marschl.]); bisher nur in Skandinavien ist sogar eine Form beobachtet worden, die ganz niedrig war und nur ein Köpfchen mit nur 1—3 Blüten ausgebildet hatte (var. *uniceps* Hartm.). Bei den größeren Formen der Ebene etc. ist der Bau des Blütenstandes in den wesentlichen Zügen dem von *J. acutiflorus* ähnlich (Fig. 83, 5). Meist sind 9—11 Zweige erster Ordnung ausgebildelt, deren unterste beide in $^1/_2$ Stellung angeordnet sind, während die oberen in spiraliger Stellung mit nach oben steigender Divergenz folgen. Die Stengelglieder der Hauptachse sind nicht völlig gestaucht, nehmen aber schnell an Größe ab. Die Länge der Zweige erster Ordnung nimmt gleichfalls allmählich ab: Buchenau beobachtete einen Blütenstand, dessen unterster Ast fast 1 dm lang war, der 2. maß nur 5,6 cm, der oberste 11. nur 11 mm. Die Köpfchen sind klein, nur 3—4 mm breit. Die ersten Hochblätter der Köpfchen sind an schwächeren Zweigen noch sehr deutlich nach $^1/_2$ gestellt, dann folgt Spiralstellung. Die Blütenzahl in den Köpfchen schwankt meist zwischen 4 und 7, steigt selten bis 8 oder sinkt selten auf 3, 2 oder gar 1 (3, S. 472; 7, S. 404).

Die Blüten sind klein, zur Blütezeit nur etwa 2—2,5 mm lang, später vergrößern sie sich etwas, bis zu 3 oder 3,5 mm. Ihre etwa gleich langen Perigonblätter sind eiförmig, stumpf, an den Formen der Ebene meist von kastanienbrauner bis dunkelrotbrauner, hie und da auch hellerer Farbe, selten bleich (var. *pallidus* Buchenau), bei der Rasse der Hochgebirge ist die Farbe stets lebhafter und dunkler, oft schwarz oder fast schwarz. Die äußeren Perigonblätter sind am Rücken deutlich stachelspitzig, die inneren deutlich hautrandig. Staubblätter sind 6 vorhanden. Der Griffel ist deutlich, aber erheblich kürzer als der Fruchtknoten, er trägt lange bleiche Narben.

Zur Blütezeit (vom Mai bis August, im Süden mitunter schon im Winter) waren an der von Buchenau kultivierten alpinen Form (22, S. 380) keine Pulse bemerkbar, das Aufblühen geschah kontinuierlich. Das weibliche Stadium, bei dem die Narben aufrecht aus den Blüten hervorragen, dauert zunächst meist 2 Tage. Dann öffnen sich die Blüten, die Perigonblätter spreizen aber selten weiter als bis zu einem Öffnungswinkel von 90°. Waren so die Blüten etwa 8—10 Stunden geöffnet, so schließen sie sich wieder, ohne daß aber die Narben dabei zu schrumpfen beginnen. Diese bleiben dann noch 2—3 Tage so erhalten, daß sie noch empfängnisfähig aussehen.

Die Frucht (Fig. 83, 6 u. 7) stellt meist eine längliche dreiseitige stumpfe stachelspitzige Kapsel dar, die deutlich die Perigonblätter überragt, selten, bei einer Form der Karpaten, var. *carpaticus* (Simonkai), ist die Kapsel auch kürzer, an den Spitzen

abgerundet, stumpf. Innen ist sie einfächerig; ihre Farbe ist dunkel, oberwärts meist sogar fast schwarz, mit glänzender Epidermis. Die kleinen durchscheinenden Samen sind rotbraun.

J. anceps De Laharpe ist dem *J. alpinus* in dieser Gesamtart augenscheinlich am nächsten verwandt, so nahe, daß Buchenau es dahin gestellt sein läßt, ob beide Arten nicht besser vereinigt würden. Das Vorkommen und auch die Merkmale sind indessen recht eigenartig. Er wächst an feuchten Orten in der Nähe der Meeresküsten und zwar bei uns an der Nordsee und im Mittelmeergebiete. Hauptsächlich in Dünentälern findet er sich ähnlich wie an der Ostsee *J. balticus*. Außerhalb des Gebietes ist er aus Schweden, Jütland, Holland, Belgien, Frankreich, Italien und Nord-Afrika bekannt. Die typische Rasse *genuinus* Buchenau ist auf das Mittelmeer beschränkt und kommt im Gebiete nur in Italien vor. Die nördlichere Rasse ist *atricapillus* (Drejer).

Die Grundachse dieser Art ist abweichend von der von *J. alpinus* ziemlich verlängert und verhältnismäßig dünn; sie erreicht nur etwa 3 mm Dicke. Dadurch unterscheidet sie sich wesentlich von der von *J. obtusiflorus*, dem sie auch bezüglich der Streckung der Stengelglieder nachsteht. Durch die etwas (meist nicht 1 cm) entfernten Stengel wird die ganze Pflanze locker rasenbildend, jedoch schwankt auch hier die Länge der Stengelglieder nach dem Standort. Jede Sproßgeneration besitzt in der Regel 5 grundständige schuppen- bis scheidenartige Niederblätter, deren oberstes aber oft schon eine rudimentäre Blattspreite trägt. Die Fortsetzungsknospe steht, wie bei vielen anderen Arten, sowie auch z. B. bei *J. acutiflorus*, in der Achsel des 2. Niederblattes. In der Achsel des 3. und 4. Niederblattes stehen gleichfalls Knospen, die der Vermehrung der Grundachse dienen (**154**, S. 394). Im anatomischen Bau verhält sich die Grundachse der von *J. lampocarpus* sehr ähnlich.

Der Stengel wird meist 2—5 dm hoch, seltener noch höher, er ist stielrund oder auch zusammengedrückt, so am Grunde bei der Rasse *genuinus*. Im anatomischen Bau schließt er sich *J. alpinus* an, mit dem er zum *Luzula*-Typus gehört (**154**, S. 402).

Die Blattscheiden der unteren spreitenlosen Blätter sind braun bis rotbraun gefärbt, die oberen sind oft am Rücken bei der Rasse *genuinus* sogar scharf gekielt und oben in 2 stumpfe Öhrchen vorgezogen. Die oberen 2—3 Blätter tragen eine Spreite, die entweder fast rundlich oder besonders bei der Rasse *genuinus* deutlich seitlich zusammengedrückt erscheint, für sie gilt nach Buchenau auch das S. 163 bei *J. acutiflorus* gesagte bezüglich der Überleitung zum schwertförmigen Blatte. Die deutlich quer gefächerte Spreite erreicht die Spitze des Stengels nicht. Auch die Blätter schließen sich im anatomischen Bau an *J. alpinus* an (**154**, S. 406).

Der Blütenstand ist in seinem morphologischen Aufbau gleichfalls *J. alpinus* ähnlich, auch er ist meist aufrecht, gewöhnlich, besonders bei der Rasse *atricapillus*, reich verzweigt und mit meist aufrechten Ästen, daher mehr oder weniger zusammengezogen erscheinend. Er ändert in dieser Beziehung aber ab, er wird bei der Rasse *atricapillus* locker, bes. bei der var. *sparsiflorus* Lange, dicht gedrängt bei der var. *congestus* Lange; auch bei der Rasse *genuinus* ist eine lockere wenigerblütige Form (var. *hercegovinus* Sagorski) bekannt. Am Grunde trägt er ein einzelnes aufrechtes Hüllblatt, welches die Länge des Blütenstandes nicht erreicht. Die Äste des Blütenstandes endigen in meist zahlreiche Köpfchen, die sehr klein sind, meist erreichen sie kaum einen Durchmesser von 3 mm und enthalten nur 3—6, selten bis 8 Blüten. Am wenigsten Blüten hat die genannte var. *sparsiflorus*, am meisten die var. *congestus*, bei der daher die Köpfchen auch größer werden. Die Länge der Köpfchenstiele ist bei den beiden Rassen sehr wesentlich verschieden, bei Rasse *genuinus* sind sie meist

mehrmals länger als das Köpfchen, bei der nördlichen *atricapillus* meist nur wenig länger als dieselben.

Die Tragblätter der Blüten sind lanzettlich, begrannt-stachelspitzig, von hellbrauner Farbe und an den Rändern meist häutig, sie erreichen die Länge der Blüten nicht.

Die Blüten sind zur Blütezeit klein, meist nur 2—2,5 mm lang, später wenig länger, bis 3 mm. Die untereinander etwa gleichlangen Perigonblätter sind länglich-eiförmig, von kastanienbrauner bis lebhaft rotbrauner Farbe, selten haben sie einen grünen Mittelstreifen; die äußeren sind stumpflich oder undeutlich stachelspitzig, die inneren stumpf mit einem deutlichen Hautrand. Auch hier sind 6 Staubblätter vorhanden. Der Griffel ist deutlich verlängert und nur wenig kürzer als der Fruchtknoten.

Zur Blütezeit, im Juli und August, sind bei *J. anceps* abweichend von *J. alpinus* deutliche Pulse zu bemerken und die Blütezeit ist kurz. Meist sieht man am Nachmittage die Narben sich aus der Spitze des Perigons hervorschieben; sie sind weißlich grün gefärbt und tragen glashelle Papillen; sie strecken sich ziemlich stark in die Länge und bleiben aufrecht stehen. Am nächsten Morgen öffnet sich das Perigon und zwar ziemlich weit, bis zu einem Öffnungswinkel von 120—150°. Nach ein paar Stunden springen die Antheren auf und nach Mittag beginnt das Schließen des Perigons wieder. Zugleich beobachtet man ein deutliches Schrumpfen der Narbenpapillen (22, S. 380).

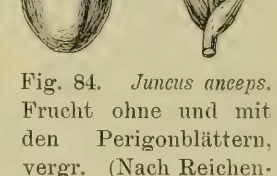


Fig. 84. *Juncus anceps.* Frucht ohne und mit den Perigonblättern, vergr. (Nach Reichenbach.)

Die Frucht (Fig. 84) ist eine dreiseitig-elliptische, kurz zugespitzte Kapsel, die wenig länger als die Perigonblätter ist und durch ihre Kleinheit auffällt; sie ist einfächerig und kastanienbraun glänzend. Die kleinen Samen sind durchsichtig bis etwas rötlich.

J. lampocarpus Ehrh. gehört zu den Arten, die bezüglich ihres Standortes wenig wählerisch sind, wenn er nur feucht ist. Oft findet man ihn massenhaft, mitunter sogar weite Strecken überziehend auf feuchten Wiesen und auf feuchten Triften. Frisch ausgeworfene Gräben besiedelt er oft dicht. In vielen Gebieten wächst er an Ufern aller Art, in Sümpfen und in Mooren. In den meisten Gegenden ist er nicht selten, hie und da zu den gemeinsten Pflanzen zu zählen, mitunter tritt er sogar auf feuchten Äckern als Unkraut auf, wo er sich wegen seiner Fähigkeit, sich leicht vegetativ vermehren zu können, gut erhält. Auch auf den Nordseeinseln fehlt die Art nicht, in den Alpen ist sie bis etwa 2000 m Höhe beobachtet worden. Außerhalb des Gebiets wächst *J. lampocarpus* fast im ganzen übrigen Europa, nur im arktischen Gebiete ist er nicht beobachtet, weiter ist er durch fast ganz Asien verbreitet, lebt in Nord- und Süd-Afrika, auf Madera, im Atlantischen Nord-Amerika und auf Neu-Seeland. An verschiedenen Orten ist er sicher nur verschleppt und dürfte daher sein Verbreitungsgebiet weiter ausdehnen.

Die jungen Pflanzen kommen meist sehr schnell zur Entwickelung und bestocken sich, wie auch Fig. 85, 4 zeigt, sehr bald und reichlich. Sobald der Haupttrieb des Keimlings sich etwa gekräftigt hat, kommen aus den Achselknospen der untersten kleinen Blätter gleichgestaltete Seitensprosse zur Entwickelung, die sich ihrerseits wieder in derselben Weise verzweigen. Jeder Sproß treibt bald seine eigenen Wurzeln. Durch diese schnell bewerkstelligte büschelförmige Verzweigung wird sehr bald ein verhältnismäßig großer Bodenraum auf einer kahlen Fläche bedeckt und die Pflanze erhält dadurch leicht den Vorrang vor anderen sich langsamer entwickelnden und vor kleineren Pflanzen,



Fig. 85. *Juncus lampocarpus.*

1 Blütenstand, 1:1. 2 Schema des Blütenstandes. 3 Schema eines Köpfchens. 4—6 Sprosse, die im Blütenstande und in den Achseln der Stengelblätter entstehen, 1:1, 7 Oberer Teil einer Blattscheide. 8 Blüte im weiblichen, 9 im zwitterigen Zustande, vergr. 10 Diagramm. 11 Frucht, vergr. 12 Stengelquerschnitt, 32:1. 13 Querschnitt am Grunde, 14 in der Mitte des Blattes, 20:1. (1, 7—9, 11 nach Reichenbach; 2, 3, 10 nach Buchenau; das übrige nach Raunkiär.)

sodaß sie schnell auf einer Stelle zu dominieren vermag. Die jungen Pflanzen kommen oft schon im ersten Jahr zur Blüte (3, S. 478).

Die kriechende Grundachse (Fig. 86) ist je nach dem Boden, durch den sie wächst, sehr verschieden lang; meist ist sie ziemlich kurz und die Stengel sind deshalb ziemlich genähert, auf sehr lockerem Boden und besonders im flach überschwemmten Schlamme verlängern sich die Stengelglieder der Grundachse deutlich und erreichen eine Länge bis mehr als 1 dm. Jede Sproßgeneration der Grundachse trägt in der Regel 3 Niederblätter, denen 2—6 Laubblätter folgen. Der Fortsetzungssproß entspringt fast stets aus der Achsel des 2. Niederblattes, während das 3. und 4. Blatt jeder Generation je einen Vermehrungssproß liefern, der bald zur Entwickelung und gleichfalls zur Weitervermehrung kommt. Hierdurch entsteht eine ungemein reichliche vegetative Vermehrung. Die einzelnen Teile der Grundachse sterben bald ab, dadurch werden die aus den Vermehrungsknospen enstandenen Grundachsen schnell selbständig und kommen außer Verbindung mit der Mutterpflanze. Die freigewordenen kurzen Seitengrundachsen werden leicht aus dem Rasen herausgelöst, nicht selten trifft man sie an Gräben und an Flüssen, wo sie sehr schnell an einer Stelle, an der sie festgehalten oder angespült werden, wieder einwurzeln (vgl. auch unten die Stengelsprosse). Öfter scheinen Vögel, z. B. Drosseln, die Pflanzen herauszuzupfen, die dann später fortgeschwemmt werden. Auf feuchtem Boden lose liegende Grundachsenstücke fand ich noch nach Wochen lebend, trotzdem äußerlich alles abgestorben schien. Der anatomische Bau der Grundachse liefert nichts bemerkenswertes; wie bei den meisten Arten dieser Gruppe und auch bei anderen der Gattung finden sich im Rindengewebe keine mechanischen Elemente, diese sind vielmehr um den Zentralzylinder gruppiert.



Fig. 86.
Juncus lampocarpus.
Grundachse, 1 : 1.
(Orig. Graebner.)

Der Stengel richtet sich auf oder ist aus niederliegendem Grunde aufsteigend, selten ist er ganz niederliegend (vgl. unten), meist wird er 2—6 dm hoch, und ist entweder stielrund oder mehr oder weniger zusammengedrückt. Die Laubblätter sind z. T. stengelständig und sitzen noch im oberen Teile des Stengels, in der Achsel eines jeden befindet sich, abweichend von der Mehrzahl der Arten der Gattung, eine Knospe, die imstande ist, in einen Laubsproß auszuwachsen. Beim Typus der Art und an typischen Standorten gelangen diese Knospen gewöhnlich im Spätsommer oder Herbste teilweise zur Entwickelung und ähnlich wie bei *J. supinus* (s. S. 160, Fig. 79) legt sich der Blütenstengel, wenn er die Samen entlassen hat, zu Boden. Besonders auffällig wird die Tätigkeit dieser Knospen, wenn der Stengel im Wasser flutet (var. *fluitans* Koch), wobei er bis zu 1 m lang wird und ganz schlaff ist. Ebenso verhält sich die auf dem feuchten Schlamm und Sand kriechende Form (var. *stolonifer* [Wohlleb.]), auch dort liegt der Stengel nieder und mit der Entwickelung der Sprosse aus den Blattachseln tritt auch an den Knoten eine Wurzelbildung auf. Die Ausbildung von Sprossen am blütentragenden Stengel geht so weit, daß dann nicht nur das Hüllblatt des Blütenstandes einen Sproß liefert und an seinem Stengelknoten Wurzeln entstehen, sondern daß sich das auch im Blütenstande selbst ein oder mehrere Male wiederholt. Die var. *stolonifer* hat zu Verwechselungen mit einer schon in der Nähe des Gebietes in Südfrankreich und Dalmatien wachsenden Art gegeben, mit *J. Fontanesii* J. Gay, bei dem normaler Weise ähnliche Bilder zustande kommen und der in den Sümpfen des Mittelmeergebietes

kriecht. Duval-Jouve (32, S. 137) hat aber darauf hingewiesen, daß beide Arten sich doch ökologisch verschieden verhalten: bei *J. Fontanesii* wachsen alle Seitensprosse fast stets sofort wieder in einen Stengel, der oben einen Blütenstand trägt, aus; bei *J. lampocarpus* kommt hie und da auch ein ähnliches Auswachsen der Sprosse zu einem Blütenstande vor, in der größten Mehrzahl der Fälle bildet sich aber zunächst ein Blattbüschel aus, der sich bewurzelt, nach dem Absterben des Mutterstengels frei wird, sich zunächst ähnlich wie die Samenpflanzen (vgl. oben) bestockt, also büschelig verzweigt und dann gewöhnlich erst im zweiten Jahre zur blühenden Pflanze gedeiht. Die in den Blütenstand auswachsenden Zweige haben zunächst ein längeres oder kürzeres niederliegendes Stengelstück und dann erst entsteht aufstrebend der Blütenstand, bei *J. Fontanesii* geht die Bildung des Blütenstandes dagegen sofort vor sich. — Besonderes Interesse bietet die Pflanze mit niederliegenden und wurzelnden Stengeln deshalb, weil sie z. T. wenigstens keine Standortsform darstellt, die wie die var. *fluitans* auf trocknerem Boden in die typische aufrechte Form sich zurückbildet. Die var. *stolonifer* findet man hie und da auf trocknerem Boden, und es behielten auch an trocknere Stellen in den Garten gesetzte Pflanzen die kriechenden Stengel bei; es hat ein Teil der Form also eine gewisse Selbständigkeit erlangt.

Auch sonst ist der Stengel in seinem Aussehen und seiner Höhe sehr wechselnd; manche Formen der Gebirge zeigen nicht nur eine starke Zusammendrängung der Stengel. sondern diese bleiben auch kurz und sind kräftig und dick (var. *alpicola* A. u. G.). Kulturversuche müssen die Konstanz dieser eigenartigen Pflanze prüfen. Hie und da finden sich auf den Alpen aber auch Formen mit dünnen schlaffen bis zu 2,5 dm hohen Stengeln, die meist hin- und hergebogen erscheinen (var. *olympicus* [Schott]). Auch diese Pflanze scheint in gewissen Gebirgen namentlich des südlichen und südöstlichen Europas konstant zu sein. Auch bei den später zu erwähnenden Rassen weicht der Stengel vom Typus ab, bei einigen ist er niedriger, bei der großblütigen Form kräftiger.

Im anatomischen Bau (Fig. 85, 12) weicht *J. lampocarpus* wesentlich von den verwandten Arten ab, so daß Raunkiär (**154**, S. 404) die Pflanze als Repräsentanten eines eigenen Typus (*Lampocarpus*-Typus) ansieht. Blau schildert den Stengel etwa folgendermaßen: Die Epidermiszellen sind auf dem Querschnitte ziemlich regelmäßig, quadratisch bis rundlich, mit mäßig verdickten Außenwänden und ziemlich dünnen Seiten- und Innenwänden, auf der Flächenansicht sind sie breit und tafelförmig. Vom Grunde des Stengels bis über die Mitte ist das grüne Rindengewebe stark mit Luftgängen durchsetzt und in dünne Schichten von Parenchym aufgelöst, oben im Stengel bestehen 2 Schichten breiter Palissadenzellen, denen nach innen ein wenig chlorophyllführendes Parenchym mit zahlreichen Interzellularräumen angelagert ist. Die größeren Gefäßbündel sind in den mechanischen Bastzylinder eingelagert, und springen mehr oder weniger in das Mark vor. Die kleineren, nur mit Bastsicheln belegt, liegen außen. Ein größeres Gefäßbündel läuft bis zur Spitze des Stengels im Mark. Abweichend von *J. alpinus* liegt im unteren Teile des Stengels ein ganzer Kreis von Gefäßbündeln in der Nähe der Oberfläche. Das Mark ist parenchymatisch und schwindet nachher etwas, am Grunde enthält es reichlich Stärke (6, S. 62). Nach Buchenau (23, S. 8) treten im Mark des Stengels gelegentlich einzelne Gefäßbündel auf. Wie bei den anderen Arten verändert sich auch bei *J. lampocarpus* bei den Pflanzen nasser Standorte und namentlich bei den im Wasser flutenden Formen die mechanische Verstärkung sehr wesentlich. Der Bastbelag wird schwächer, die Verdickung der Zellwände bleibt gering und der bei den normalen Landpflanzen völlig geschlossene mechanische Ring löst sich in Gruppen von Gefäßbündeln auf.

Die Blätter sind zum Teil, die untersten vollständig auf eine Scheide

beschränkt, diese ist von wechselnder Farbe, grün, rötlich oder auch braun; oben erscheint sie in 2 stumpfe Öhrchen ausgezogen (Fig. 85, 7). Die assimilierenden Zellen liegen in 1 oder 2 Schichten (Fig. 85, 13, 14). Die großen Gefäßbündel sind durch große Luftgänge getrennt, mit oberseits stärkeren Bastbelägen versehen und durch Parenchym mit beiden Blattseiten verbunden (8, S. 63). Die Blattspreite, die nur an den 2 bis 5 oberen Blättern zur Entwickelung kommt, ist entweder stielrund oder zusammengedrückt. Beim Hindurchziehen durch die Hand macht sich ihre außerordentlich stark ausgebildete Querfächerung bemerklich. In bezug auf die Länge und Ausbildung ist sie sehr veränderlich. Bei der größten Mehrzahl der Formen laufen die Blätter von der Mitte oder doch im oberen Drittel in eine deutliche Spitze aus, bei einer in feuchten Dünentälern der Nord- und Ostsee verbreiteten, wohl infolge des Salzgehaltes, wie ja auch bei anderen Pflanzen, deutlich fleischigen Form sind die dicklichen Blätter ganz stumpf. Auch an schattigen Orten und im Wasser verändern sie sich sehr: während gewöhnlich die Blattspreite die Spitze des Stengels nicht erreicht, verlängern sie sich hier oft sehr und werden dabei schlaff und oft weitröhrig. An normalen mäßig feuchten bis nassen Orten zeigt sich folgendes anatomische Verhalten: Die Blattspreite besitzt 2 Kreise von Palissadenparenchym; die wie bei *J. acutiflorus* gelagerten Gefäßbündel haben nur Bastbeläge, die kleineren mitunter nur den inneren; die Lufträume sind wie die von *J. alpinus*; das Mark ist parenchymatisch und zerreißt bald in spinnwebige Fetzen (8, S. 63).

Der Blütenstand (Fig. 85, 1—3) ist mit Ausnahme der flutenden Formen aufrecht, mehr oder weniger zusammengesetzt und meist rispig verzweigt. Der Reichtum an Zweigen und die Zahl der Blüten schwankt sehr nach den Ernährungsverhältnissen des betreffenden Stengels. So haben im allgemeinen Pflanzen offener und nährstoffreicher feuchter Plätze reichlich verzweigte Blütenstände mit meist 5 bis 6 Zweigen, die oben schnell an Größe abnehmen. Die Zweige stehen in $^2/_5$-Stellung, anfangs (zur Blütezeit) sind sie aufgerichtet, dann senken sie sich mehr und mehr, so daß sie zur Fruchtzeit sparrig abstehen. An Orten, die während des Sommers stärker austrocknen, nachdem genügende Frühjahrsfeuchtigkeit vorhanden war, beobachtet man nicht selten eine Verkürzung der Rispenäste, die so weit gehen kann, daß der Gesamtblütenstand völlig geknäuelt erscheint (var. *congestus* A. u. G.) oder doch aus mehreren Knäueln zusammengesetzt ist. Bei Pflanzen der Gebirge sieht man oft eine andersartige Umbildung des Blütenstandes: an den meist kurzen gedrungenen Pflanzen ist die Größenabnahme der einzelnen Zweige keine so erhebliche wie bei den Pflanzen der Ebene, ja mitunter erscheinen sie ziemlich gleichartig ausgebildet, so daß der Blütenstand dadurch auffällig doldenartig wird (var. *alpicola* A. u. G.). Alle Ernährungsstörungen, die vor der Anlage des Blütenstandes sich schon bemerkbar machen, bewirken eine starke Abnahme der Blütenzahl. Daß es sich dabei sehr viel um äußere Einflüsse handelt, zeigt der Umstand, daß man selbst an den stärksten und kräftigsten Pflanzen seitliche schwächliche Stengel findet, die mit nur schwach verzweigten Blütenständen abschließen. Daß die Pflanzen durchweg nur wenige Zweige haben, wird veranlaßt durch Nährstoffarmut, auf Heidesand z. B., dann aber auch durch zu starke vegetative Vermehrung an den flutenden und schwimmenden Formen und durch die Einwirkung ungünstiger, alpiner Standorte, an denen mitunter nur 1 bis 3 Köpfchen zur Ausbildung gelangen (var. *olympicus* [Schott.] und Rasse *nigritellus* Macgreight); schließlich kommen jugendliche Pflanzen im ersten Jahre oft auch nur zu schwacher Blütenentwicklung und ahmen dann die blütenarmen älteren Pflanzen nach. An normalen Blütenständen besitzen die unteren Zweige meist 3 bis 4 Seitenzweige zweiter Ordnung, die mittleren noch einen und die oberen bleiben unverzweigt. Die Hauptachse hat meist zwischen den Hauptzweigen keine völlig verkürzten Stengelglieder, die über dem einzelnen aufrechten oder etwas abstehenden (die Länge des Blütenstandes meist nicht erreichenden) Hüllblatte

folgenden sind auch je nach dem Standorte noch mehr oder weniger deutlich; ein monströses Aussehen gewähren Exemplare mit länger gestreckten Stengelgliedern. Die Hauptachse, wie alle seitlichen Auszweigungen schließen mit einem endständigen Köpfchen ab, die meist sehr zahlreich zur Ausbildung gelangen, bei den armblütigen Formen aber auch nur einzeln zu sein brauchen. An der erwähnten Alpenform, die nur 1—3 Köpfchen besitzt, ist zumeist neben dem endständigen Köpfchen nur noch ein ganz kleines seitliches vorhanden. Ebenso schwankend ist dann schließlich auch die Zahl der Blüten in den halbkugeligen, etwa 6—8 mm breiten Köpfchen. Meist sind um 10 Blüten herum vorhanden (4—15), ihre Zahl scheint aber gleichfalls von äußeren Verhältnissen sehr abhängig. Soweit meine Beobachtungen an der Pflanze reichen, kommt auch an mäßig großen, nur schwach verzweigten Blütenständen eine große Zahl von Blüten vor, an denen dann oft wenig zahlreiche Köpfchen auftreten, wenn die Vegetationsverhältnisse bei der Anfangsentwickelung (etwa durch Wassermangel etc.) ungünstige waren, später aber (während der Zeit der Ausbildung der Blütenstände) günstig wurden. Die Pflanze scheint dann die mangelhafte Verzweigung, die angelegt war, durch Ausgliederung möglichst zahlreicher Blüten ersetzen zu wollen. Ganz gleichartig sah ich die Blütenstände bei Pflanzen, die im Frühjahr verpflanzt, nach einer kürzeren Periode der Stockung plötzlich üppig weiterwuchsen; dieselben entwickelten schon im selben Sommer normale größere Blütenstände. Eine namentlich im westlichen Gebiete auf Torfmooren etc. auftretende kräftige Rasse bildet sehr große, bis 1,4 cm breite Köpfchen mit zahlreichen Blüten aus (Rasse *macrocephalus* [Vis.]). An jugendlichen Pflanzen, Hungerformen und auch an der genannten alpinen var. *olympicus* sind nicht selten nur 1—2 Blüten im Köpfchen vorhanden. Die Stellung der Blüten im Köpfchen ist nach Buchenau (7, S. 403) wegen ihrer gedrängten Stellung nicht sicher zu bestimmen, scheint aber nach $^2/_5$ geordnet zu sein. Die Tragblätter der Blüten erreichen deren Länge nicht, meist sind sie eiförmig-lanzettlich und mehr oder weniger begrannt-stachelspitzig, von rotbrauner, selten bleicher Farbe.

Die Blüten (Fig. 85, 8—10) entstehen vom Juni ab, die größte Zahl im Juli und August, vereinzelte noch bis zum Winter hin, meist sind sie 2,5—3 mm lang, erreichen aber hie und da (bei der Rasse *macrocephalus*) auch 4 mm. Ihre Perigonblätter sind meist gleichlang und ein- oder undeutlich dreinervig, die äußeren sind schmäler, meist von lanzettlicher Gestalt, die inneren meist eiförmig-lanzettlich und spitz mit schmalem Hautrande; seltener ist dieser breit, dann sind die Perigonblätter stumpf (var. *obtusatus* A. u. G.). Eine in den höheren Lagen der Alpen zerstreute Rasse *nigritellus* Macgreight hat längere, breit weiß-hautrandige innere Perigonblätter. Die Farbe der Perigonblätter ist rotbraun bis kastanienbraun, selten sind sie grünweiß (var. *viridiflorus* A. u. G.) oder bleich (var. *pallidiflorus* A. u. G.). Häufig hängt die Änderung der Blütenfarbe, namentlich an den bleicheren Formen, mit dem Standort zusammen, so z. B. an feuchten, schattigen Plätzen, hie und da beobachtet man die Färbungen, aber auch als wirkliche Spielarten ausgebildet, mehr oder weniger zahlreich unter dem Typus. Staubblätter sind stets 6 vorhanden; die Griffel sind deutlich, aber kürzer als der Fruchtknoten.

Zur Blütezeit lassen sich bald deutliche Pulse beim Aufblühen unterscheiden, bald öffnen sich die Blüten in unregelmäßiger Reihenfolge. An derselben Pflanze kann man zu verschiedenen Zeiten beides beobachten, so daß die Witterungslage den hauptsächlichsten Einfluß zu haben scheint. Am frühen Morgen werden die purpurnen oder auch bleichen, aufrechtstehenden, korkenzieherartig gewundenen Narben mit langen, glashellen Papillen vorgestreckt. Bald darauf öffnet sich das Perigon bis über 150°, die Staubbeutel springen aber erst kurz vor Mittag oder bald nach Mittag auf. Abends schließt sich die

Blüte, doch bleiben die Narben noch frisch und aus dem Perigon hervorragend bis zum nächsten Morgen (22, S. 391). Bei der großen Veränderlichkeit der Art kann es nicht Wunder nehmen, daß sich mancherlei Abweichungen in der Zeit der Entwickelung und Entfaltung der einzelnen Blütenteile zeigen. Nach Lidforss (**112**, S. 270) ist der Pollen sehr resistent und die Blüten sind anemophil.

Die Frucht ist eine einfächerige, meist aus eiförmigem Grunde pyramidal dreiseitige Kapsel, die kurz, selten länger stachelspitzig ist und mehr oder weniger die Perigonblätter überragt (Fig. 85, 11). Auch sie ist bei den verschiedenen Wuchsformen und geographischen Rassen der Art oft sehr abweichend gestaltet und gefärbt; bei der alpinen Rasse *nigritellus* z. B. wird die Kapsel länglich-linealisch und ist außerdem schwarz gefärbt, beides ergibt zu den beschriebenen hautrandigen Perigonblättern lebhafte Farbenkontraste. Ähnlich den Perigonblättern wechselt auch hier die Farbe; es gibt selten deutlich grünlich-früchtige Pflanzen (var. *virescens* A. u. G.) nicht nur an schattigen, feuchten Plätzen, ebenso solche mit hellbraunen bis strohfarbigen Kapseln (var. *pallescens* A. u. G.), die öfter durch ihre glänzend gelbe Färbung auffallen, besonders an sonnigen Ausstichen etc. findet man schwarzfrüchtige (var. *niger* A. u. G.)

Die Samen sind klein, durchsichtig bis rötlich, nach Ravn (**155**) vermögen sie nicht zu schwimmen; bei nassem Wetter verschleimen sie und keimen dann leicht in oder an der Kapsel. Da die Spitze des Blütenstandes dadurch schwer wird, biegt sich der Stengel seitlich oder bricht auch ab, und die Keimlinge gelangen so zur Erde. Dieses Auskeimen der Samen ist nicht zu verwechseln mit dem gerade bei dieser Art so häufig vorkommenden, schon früher genau beschriebenen Austreiben der Knospen in den Blattachseln etc. im Blütenstande (Fig. 85, 4—6), wie wir es bei den niederliegenden, flutenden u. ä. Formen so häufig finden, wie es aber auch zustande kommt, wenn aus irgend einem Grunde, durch Fußtritte u. dgl., der Stengel niedergedrückt wird. An besonders üppigen Pflanzen stirbt der Blütenstand nach der Fruchtreife, ähnlich wie bei *J. supinus* (s. S. 160) nicht ab, sondern erzeugt regelmäßig die später einwurzelnden Sprosse. Noch viel weniger dürfen die keimenden Samen, die, sobald sie in größerer Menge vorhanden sind, aus einiger Entfernung kleinen Moosrasen nicht unähnlich erscheinen, mit der auch hier häufigen Büschelgalle (der *Livia juncorum*) verwechselt werden.

Die Bastarde dieser Gruppe sind verhältnismäßig spärlich, eine, wie Buchenau (19, S. 380) mit Recht bemerkt, deswegen beachtenswerte Tatsache, weil *J. acutiflorus*, *J. atratus*, *J. alpinus*, *J. anceps*, *J. lampocarpus* etc. sehr nahe miteinander verwandt sind und sich auch nicht selten an ihren Standorten berühren. Die meisten Bastarde sind nur sehr selten beobachtet worden. *J. alpinus* × *lampocarpus* wurde bisher nur einigemale in den Westalpen gefunden und außerhalb des Gebietes noch in Schweden. Im anatomischen Verhalten zeigte der von Blau (6, S. 71) untersuchte Bastard deutliche Einwirkung der beiden Erzeuger, stand aber im allgemeinen dem *J. alpinus* näher. *J. anceps* × *lampocarpus* fand sich nur im südöstlichen Gebiete und in der Herzegovina, *J. acutiflorus* × *alpinus* bleibt überhaupt noch zweifelhaft, *J. acutiflorus* × *lampocarpus* ist der einzige, der bisher an mehreren Orten und in mehreren Gebieten gefunden wurde.

5. Sektion. *Alpini* Buchenau.

Diese Gruppe umfaßt nur ausdauernde Arten von ähnlicher Tracht, die mit einer Ausnahme Bewohner der hohen Gebirge sind. Die Blätter sind von einigermaßen wechselnder Gestalt, stets aber schmal und undeutlich querfächerig;

die Gruppe schließt sich dadurch entwickelungsgeschichtlich der vorigen an. Die Blüten sind auch hier zu Köpfchen zusammengedrängt, aber stets erheblich größer als bei den *Septati,* und in nicht sehr reich verzweigten, mitunter sogar nur einfachen Blütenständen vereinigt. Bei allen Arten sind 6 Staubblätter vorhanden. Die Samen, die öfter sehr groß sind, haben stets ein Anhängsel.

27. Juncus triglumis L. Dreiblütige Binse.

An sumpfigen Orten, auf quelligen Stellen und namentlich auf schwammigem Boden wächst diese Art im Hochgebirge stellenweise nicht selten, und zwar fast ausschließlich auf kalkarmem Substrate. Im Wallis wurde sie zwischen 1700 bis über 2700, in Tirol zwischen 1300 bis über 2700 m beobachtet. In diesen Höhen ist sie von den Seealpen über den ganzen Zug der Alpen bis nach Oberösterreich, Obersteiermark, Kärnten und Krain verbreitet. In den Karpaten wird sie von der Tatra bis Siebenbürgen mehrfach beobachtet. Im übrigen Europa ist sie im arktischen Gebiete oft häufig, weiter wächst sie in Schottland, auf den Pyrenäen, den Abruzzen, in Rumänien, im Ural, Kaukasus und außerhalb Europas in den asiatischen Hochgebirgen und in Nord-Amerika. Die morphologischen und ökologischen Verhältnisse dieser Art, wie auch der meisten Verwandten sind ziemlich schlecht bekannt, zum großen Teil wohl deshalb, weil die Arten in den botanischen Gärten nur schwer zu erhalten sind.

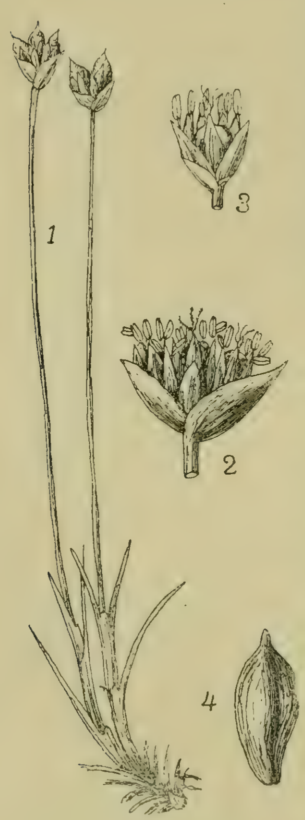


Fig. 87. *Juncus triglumis.* 1 Habitusbild der fruchtenden Pflanze, 1:1. 2 Blütenstand. 3 Blüte. 4 Frucht. (2—4f. vergr.) (Nach Reichenbach.)

Die Grundachse kriecht kurz, sodaß die Pflanze lockere Rasen bildet. Sie ist ziemlich derb und trägt aufrechte, meist 1—1,5 dm hohe Stengel; an sehr exponierten, trockneren oder kalten Orten bleiben diese noch niedriger, an buschigen, mehr oder weniger schattigen Plätzen erreichen sie aber auch eine (mitunter erheblich) größere Höhe (Fig. 87, 1). Die Stengel sind hohl, außen glatt und zeigen, da keine subepidermalen Bastbündel vorhanden sind, keine Rippung. Ihre Epidermis besteht aus auf dem Querschnitte sehr regelmäßig rundlichen Zellen mit ziemlich stark verdickten Wänden, auf der Flächenansicht sind sie schlank tafelförmig, bis sechsmal so lang als breit. Die radialen Längswände sind unregelmäßig gewellt. An die Epidermis lagern sich 2—3 Schichten von Palissadenzellen an, die am Stengelgrunde sehr von Luftgängen durchsetzt sind. Die Gefäßbündel liegen in 2 Reihen in dem aus ziemlich weitlumigen Zellen gebildeten Bastzylinder, unten sind zum Unterschiede von den Arten der vorigen Gruppe keine Gefäßbündel in der Rinde. Die sich außen an den Zentralzylinder anlagernden kleinen Gefäßbündel haben einen starken, englumigen Bastbelag. Das Mark ist spinnwebig zerrissen (8, S. 63).

Die Blätter sitzen nur am Grunde des Stengels, die untersten sind auf eine Scheide beschränkt; diese ist meist braun bis rotbraun gefärbt und oberwärts in 2 große Öhrchen vorgezogen. Ihre Epidermiszellen sind noch länger gestreckt als die des Stengels; ein Assimilationsgewebe ist nicht ausgebildet;

zwischen den durch Bastbelag geschützten Gefäßbündeln verlaufen schmale Luftkanäle längs; die unregelmäßig alternierenden größeren und kleineren Gefäßbündel sind fast stets zu 15—17 vorhanden. Die Spreite ist fast stielrund, nur am Grunde läßt sie eine deutliche Rinne erkennen; ihre Spitze ist stumpflich. Innen ist die Spreite 2röhrig, sie wird von 2 durch Querwände unregelmäßig unterbrochenen Luftgängen durchzogen, die nur durch schmale Brücken getrennt sind; in diese springen 2 Gefäßbündel vor, die übrigen einzeln mit Bastbelag versehenen (der äußere stärker) liegen unregelmäßig in 2 Kreisen (8, S. 63).

Der Blütenstand (Fig. 87, 2) besitzt hochblattartige Tragblätter, deren unterstes mitunter oben in eine laubartige Spitze endigt, die alsdann den Blütenstand überragt und den Stengel steif fortzusetzen scheint. Die übrigen sind breit-lanzettlich, stumpf, öfter stachelspitzig und bleiben dem Blütenstande angedrückt; ihre Farbe, wie die des ganzen Blütenstandes, ist meist rotbraun, sehr selten sind sie bleich (var. *albescens* Lange), selten lebhaft dunkelrotbraun (var. *fuscatus* Regel) oder fast schwarz (var. *nigricans* Regel). Es scheint sich bei diesen Farbenabänderungen nicht um Standortsvariationen zu handeln. Im übrigen ist der morphologische Aufbau des Blütenstandes sehr einfach, er besteht nur aus einem einzigen endständigen Köpfchen, welches zumeist aus 3, seltener aus 1—5 Blüten gebildet ist. Die Blüten sind ziemlich gleichlang gestielt, höchstens die unteren etwas länger, so daß sie ziemlich in gleicher Höhe stehen (7, S. 418). Buchenau beobachtete einmal eine interessante Bildungsabweichung, bei der eine Seitenblüte abnorm gestielt war; hier hatten sich, abweichend von dem sonst in diesen Gruppen üblichen Verhalten, die Vorblätter der Blüten ausgebildet. Der Genannte verweist dabei auf eine bemerkenswerte chinesische Art (*J. modestus* Buchenau), die mit und ohne Vorblätter beobachtet wurde und deren scheinbar in die beiden Hauptabteilungen der Gattung gehörigen verwandten Formen sich schließlich auf einer Pflanze fanden.

Die Blüten (Fig. 87, 3) sind zur Blütezeit etwa 4 mm lang, nachher vergrößern sie sich bis auf 6 mm, ihre Perigonblätter sind etwa gleichlang, von eiförmig-lanzettlicher Gestalt und stumpf. Wie an den Tragblättern ist ihre Farbe meist rotbraun, seltener bleich, selten wurden Pflanzen mit lebhaft rotgelben Blüten beobachtet. Zur Blütezeit im Juli bis September stehen die Blüten eines Kopfes so dicht gedrängt, daß sie sich auf den zugewandten Flächen abplatten. Die Perigonblätter schließen sich während der ganzen Anthese fest um den Fruchtknoten und die Staubblätter zusammen, nur ihre Spitzen gehen soweit auseinander, daß die Blüte Zylinder- bis Glocken- oder Trichterform annimmt. Die Protogynie ist bei dieser Art sehr ausgeprägt, so daß nach Kerner Fremdbestäubung sehr wohl möglich ist. Im zweiten Stadium schieben sich die Antheren vor, 3 von ihnen zwischen die Spalten, welche zwischen den äußeren und inneren Perigonblättern bleiben; diese ragen etwas aus der Blüte hervor und ihr Pollen wird wahrscheinlich durch den Wind davongetragen. Die 3 anderen Staubblätter strecken sich in gerader Richtung vorwärts und ihr Pollen gelangt direkt auf die Narben, die lang und rötlich gefärbt sind und auf einem kurzen Griffel sitzen.

Die Frucht (Fig. 87, 4) ist eine dreiseitig-zylindrische, stumpfe, kurz zugespitzte oder stachelspitzige Kapsel, die so heranwächst, daß sie schließlich die Perigonblätter etwa um die Hälfte überragt. Durch ihre glänzend kastanienbraune bis rotbraune Farbe fällt sie sehr auf. Die Samen sind sehr groß.

28. J. stygius L. Moor-Binse.

Die der vorigen Art einigermaßen ähnliche Pflanze wächst vorzugsweise in Heidemooren, auch an quelligen Hängen, meist auf weichem schwammigem

Boden. Auch im losen Boden findet man sie hin und wieder. Bei uns ist *J. stygius* fast nur im Alpengebiet verbreitet und zwar im nordwestlichen Teile der Schweiz, im Allgäu und in Oberbayern; für Tirol ist er schon zweifelhaft, und die Angabe in Salzburg ist unrichtig. Außerdem ist interessant, daß von dem nordischen Verbreitungsgebiete der Art die Südgrenze gerade noch unser Gebiet erreicht: sie wurde in Ostpreußen im Forstrevier Birken bei Lötzen aufgefunden, ein Fundort, der sich denen im nördlichen Rußland anschließt, wo *J. stygius* südlich bis Littauen und Ufa vorkommt. Nördlich ist er in Finnland und auf der Skandinavischen Halbinsel heimisch, sonst bis Sibirien und Nord-Amerika verbreitet. Also eine echt arktisch-alpine Art.

Die Grundachse ist meist außerordentlich kurz, oft scheint sie fast zu fehlen, so daß die Stengel einzeln stehen oder nur zu ganz kleinen und lockeren Rasen vereinigt sind. Am Grunde des aufrechten Stengels stehen an der Grundachse 3—5 Laubblätter, von denen die untersten im Hochsommer bereits abgestorben sind. In der Achsel des obersten oder der beiden oberen sitzen die kleinen weißen Erneuerungssprosse. Diese durchbohren den Grund ihres Ursprungsblattes und wachsen dann meist sofort wieder senkrecht in die Höhe, selten erst eine kleine oder größere Strecke wagerecht, ehe sie sich nach oben richten. Sie beginnen mit einem Grundblatte von etwas mehr als 1 mm Länge. Da die diesjährige Grundachse in sumpfigem Boden bereits im nächsten Winter fault, so werden die diesjährigen Erneuerungssprosse sehr bald frei, und die erwähnten einzelnen Stengel bleiben übrig. Diese werden öfter zu 2 durch die Reste vorjähriger Scheiden zusammengehalten oder bleiben mit den Wurzeln zusammenhängen. In Moosmooren bleiben die Grundachsen meist länger erhalten und mehrere Jahrgänge derselben verbinden dann die diesjährigen Stengel mit einander; so kommen kleine lockere Rasen zustande (19, S. 393. 23, S. 11).

Die Stengel steigen auf oder sind starr aufrecht gerichtet, meist sind sie nur 1—2, seltener bis 3 dm hoch, im Querschnitt stielrund oder mehr oder weniger deutlich seitlich zusammengedrückt. Die Epidermiszellen sind ziemlich niedrig, rundlich und senkrecht zur Oberfläche etwas gestreckt mit sehr stark verdickten Wänden, deren seitliche papillenartig über die Oberfläche treten. Auf der Flächenansicht sind die Zellen lang tafelförmig, etwa 3—10 mal länger als breit. Nach innen folgen 2—3 Schichten mit Interzellularräumen versehenen breiten Palissadenparenchyms. Die größeren Gefäßbündel liegen in einem gemeinsamen, aus englumigen Zellen gebildeten Bastzylinder, die kleineren sind außen mit einem schwachen Bastbelag versehen, sonst verlaufen sie ähnlich wie bei *J. triglumis*. Das Mark ist anfangs parenchymatisch, zerreißt dann aber zu spinnwebartigen Fetzen (6, S. 65).

Von Blättern sitzen außer den oben erwähnten grundständigen noch 1—2 oberwärts am Stengel, dadurch wird die Art schon leicht von der vorigen unterscheidbar. Die untersten jedes Sprosses bleiben auf eine Scheide beschränkt, die an den unteren braun bis purpurn gefärbt ist; sie weist einen breiten Rand auf und ist oberwärts in zwei stumpfe Öhrchen vorgezogen. Bei ihr sind die Epidermiszellen schwächer verdickt als beim Stengel, auf der Flächenansicht sind hier meist Wellungen zu sehen, die Länge der Zellen ist größer als beim Stengel. Unter der oberen (inneren) Epidermis zieht sich noch ein mehrschichtiges farbloses Gewebe hin. Auf der andern Seite (außen) ist das Assimilationsgewebe in typischer Ausbildung aus einer Schicht breiten Palissadenparenchyms und darunterliegenden Schichten rundlicher Parenchymzellen gebildet. Dem Assimilationsgewebe liegen die kleineren Gefäßbündel an, die größeren mit ihnen regelmäßig alternierenden sind durch parenchymatisches Gewebe mit der Ober- und Unterseite der Scheide verbunden, sie liegen deshalb in den Brücken,

welche die 8—10 längs verlaufenden Luftkanäle trennen. Alle besitzen einen oberseits stärkeren Bastbelag, der nach den Rändern häufig bis an die Epidermis reicht (6, S. 66). Die Blattspreite ist gerade aufgerichtet oder auch bogig abstehend, wie die ganze Pflanze rötlich gefärbt; nur ganz am Grunde ist sie rinnig, oberwärts rundlich, aber deutlich seitlich zusammengedrückt. Nach der Spitze zu verschmälert sie sich, die Spitze selbst bleibt aber im lebenden Zustande stumpf; getrocknet erscheint sie wegen der geringen mechanischen Festigkeit spitz. In der Spreite sind die Epidermiszellen höher als beim Stengel; an die Epidermiszellen legen sich 2—4 Schichten breiter Palissadenzellen an. Die ganze Blattfläche wird von 3 großen Längskanälen durchzogen, deren Scheidewände aus großen runden Markzellen bestehen und die von unvollständigen Querwänden unterbrochen sind. Die Gefäßbündel sind durch einen ziemlich schwachen, aus großlumigen Zellen gebildeten Bastbelag geschützt, der innen stärker ist. Zwischen den 3 größeren gegen die Mitte vorspringenden Gefäßbündeln liegen gewöhnlich 2 kleinere im Rindengewebe und zwischen je 2 von diesen ein mittelgroßes (6, S. 66).

Der Blütenstand (Fig. 88, 1—3) ist am Grunde von einem einzelnen, meist laubartigen Hüllblatt gestützt, welches das untere Köpfchen überragt. Er besteht entweder nur aus einem Endköpfchen, oder durch Zweigbildung aus der Achsel des Hüllblattes oder auch wohl aus der des nächstobersten Hochblattes entstehen noch 1—2, selten sogar 3 seitliche Köpfchen. Die Köpfchen sind armblütig, selten enthalten sie über 3 Blüten, an schwächeren Pflanzen nur 2 oder gar nur eine Blüte. Im letzteren Falle richtet sich das laubartige Hüllblatt auf, drängt die Blüte zur Seite und bildet so die scheinbare Fortsetzung des Stengels (7, S. 418).

Die Blüten sind sehr kurz gestielt in den Achseln breit-lanzettlicher Tragblätter, die etwa die halbe Länge der Blüten erreichen. Die Farbe der Blüten ist ein eigentümliches Strohgelb, welches die Art in der Gattung auszeichnet, oft sind sie auch deutlich rötlich überlaufen. Die Länge der Blüten beträgt meist zuletzt 5—8 mm, an der kräftigeren, auch in Ostpreußen beobachteten Form *americanus* Buchenau sind sie noch größer. Die unter sich gleichlangen Perigonblätter sind eiförmig-lanzettlich, deutlich dreinervig und stumpflich oder spitz, am Rande deutlich häutig. Der Griffel ist kurz und trägt kurze Narben. — In den Bestäubungsverhältnissen scheint sich die Art dem *J. triglumis*, soweit ich an kultivierten Exemplaren im Garten beobachten konnte, eng anzuschließen, dort öffneten sich die Blüten auch sehr wenig.

1 2 4 3

Fig. 88.
Juncus stygius.
1, 2 Fruchtstände, 1 : 1.
3 Blütenstand. 4 Frucht
(3, 4 vergr.)
(Nach Reichenbach.)

Die Frucht (Fig. 88, 4) stellt eine scharf dreikantige, dreiseitige, eiförmige Kapsel dar, deren Seiten flach sind, sie ist spitz oder zugespitzt und zuletzt etwa doppelt solang als die Perigonblätter, von glänzend strohgelber Farbe. Die Samen übertreffen die des *J. triglumis* noch beträchtlich an Größe.

29. J. castaneus Sm. Kastanienbraune Binse.

Auch diese Art ist eine charakteristische Bewohnerin der Hochgebirge und kommt in unseren Breiten ausschließlich in ihnen und zwar vorzugsweise



Fig. 89. *Juncus castaneus.*
1 Habitusbild, 1:1. 2 Blütenstand im weiblichen Stadium (vergr.). 3 Blüte im zwitterigen Stadium (vergr.). 4 Fruchtstand (vergr.). 5 Frucht (vergr.). 6 Blattquerschnitt, 40:1. (1—5 nach Reichenbach, 6 nach Buchenau.)

zwischen 1700 und 2000 m vor. Meist wächst sie auf feuchtem Lehm- und Tonboden, auf Wiesen, zwischen Geröll oder in kalten Quellsümpfen, oft bei 2—4 ° C. Bei uns findet sie sich sehr vereinzelt in Graubünden, Liechtenstein, Salzburg, Obersteiermark und Kärnten; außerdem in unseren Breiten nur noch in den Ostkarpaten. Im Norden ist sie verbreiteter und zwar auf der Skandinavischen Halbinsel, in Schottland, auf Island, im arktischen Rußland, im Ural, in den Gebirgen Nord-Asiens, dort südlich bis Turkestan, aber nicht im Himalaja, und schließlich in Nord-Amerika; also gleichfalls eine typisch arktisch-alpine Pflanze.

Die Grundachse dieser Art kriecht und treibt meist etwa 5—8 cm, seltener bis über 1 dm lange Ausläufer, dadurch entstehen lockere und mitunter ziemlich große Rasen. Die Stengel (Fig. 89, 1) stehen aufrecht und erreichen meist nur 1—2 dm Höhe, mitunter aber können sie an luftigen oder schattigen Stellen, an Quellen zwischen Bäumen bis 5 dm lang werden; wie bei der vorigen Art sind sie auch oberwärts beblättert. Im Querschnitt sind die Stengel stielrund und haben eine glatte Epidermis; deren Zellen sind ziemlich regelmäßig mit stark verdickten Außenwänden, auf der Flächenansicht sind sie etwa 4—8 mal länger als breit, die Längswände sind sehr schwach unregelmäßig gewellt. Nach innen schließen sich 2—4 Schichten sehr schlanker Palissadenzellen an; das Rindengewebe ist nur am Grunde von Luftgängen durchsetzt. Die großen und mittleren Gefäßbündel liegen alternierend in dem Bastzylinder, die kleineren außen, und haben nur einen schwachen Bastbelag. Das Mark verhält sich dem von *J. stygius* ähnlich (6, S. 67).

Die Blätter, deren unterste gleichfalls nur auf eine Scheide beschränkt sind, haben an den unteren Stengelteilen eine braune bis dunkelpurpurne Scheide, die schmal berandet erscheint, aber abweichend von dem Verhalten der verwandten Arten, nicht in 2 Öhrchen ausgezogen ist. Ihre Epidermis ist der des Stengels sehr ähnlich, nur sind die radialen Längs- und Querwände deutlich gewellt. Die obere (innere) Epidermis besteht aus dünnen blasenförmigen Zellen. Das Assimilationsgewebe zeigt 2—3 Zellschichten, von denen aber nur die äußere palissadenartig gestreckt ist. Die größeren Gefäßbündel (Fig. 89, 6) sind mit der Ober- und Unterseite verbunden und trennen dadurch die 8—12 weiten Luftgänge, die die Scheide durchziehen; sie sind

nur durch schwache Bastsicheln verstärkt. Kleinere Gefäßbündel legen sich dem Assimilationsgewebe an (6, S. 67). Die Blattspreite ist auffällig flach oder doch deutlich rinnig und kann bis zu 4 mm Breite erreichen. Oberwärts verschmälert sich die Spreite allmählich und läuft in eine stumpfe Spitze aus. Die Pflanze hat ähnlich wie *J. squarrosus* und *J. trifidus* die Fähigkeit, die Ausbreitung der Blattfläche nach den Standortsverhältnissen zu verändern. In Zeiten des Wassermangels vermag sie durch Wasserentzug aus den blasenförmigen Zellen der Oberseite das Blatt zum Zusammenfalten zu bringen und dadurch die Verdunstungsfläche zu verkleinern. Das Assimilationsgewebe besteht aus 2—4 Reihen von schlanken Palissadenzellen. Die Spaltöffnungen sind kleiner als die des Stengels, einige davon liegen auch auf der Oberseite in der Nähe der Blattränder. Im unteren Teile der Blattspreite, wo sie oberseits rinnig ist, wird sie von mehreren, im oberen stielrunden Teile von nur einem Luftgange durchzogen. Die Gefäßbündel sind vom Bastbelag geschützt, von ungleicher Zahl, in der Nähe der Blattränder verläuft im flachen Teile des Blattes noch je ein mechanisches Bündel (6, S. 68).

Der Blütenstand (Fig. 89, 2) wird am Grunde durch ein einzelnes verlängertes, ihn meist überragendes Hüllblatt gestützt, welches laubartig und steif aufgerichtet ist, so daß es scheinbar den Stengel fortsetzt; aus seiner Achsel, seltener auch noch aus der des nächstoberen Hochblattes entspringt ein Seitenzweig, der ein das endständige Köpfchen übergipfelndes Köpfchen trägt, so daß also 2—3, an schwachen Exemplaren, wo die Verzweigung ganz unterbleibt, nur ein Köpfchen vorhanden sind. Über diesen Verzweigungen tragenden Blättern folgt bei jedem Blütenköpfchen ein gestrecktes Stengelglied und dann sofort die Blütenbildung. Jedes Köpfchen besteht meist aus 3 oder 4 (selten bis 8), nicht ganz kurz gestielten Blüten in den Achseln lanzettlicher spitzer Tragblätter, die kürzer als die Blüten sind. Die Köpfchen sind durch ihre Größe sehr ausgezeichnet, bis über 1,5 cm breit und von halbkugeliger Gestalt.

Die Blüten (Fig. 89, 3) erreichen zur Blütezeit eine Länge von 4—5 mm, im Fruchtzustande werden sie sogar bis zu 8 mm lang. Die linealisch-lanzettlichen Perigonblätter sind entweder gleichlang oder die äußeren etwas länger, diese sind zugespitzt, während die inneren eine stumpfliche Spitze haben, deren Ränder sich indessen häufig nach innen einrollen, so daß dadurch auch eine scheinbare Spitze entsteht. Die Farbe der an der Spitze häutigen Perigonblätter und damit der Blüten ist kastanienbraun, seltener sind sie bleich (var. *pallidus* Hook., so bisher nur aus Asien und Nordamerika bekannt). Zur Blütezeit im Juli und August öffneten sich an kultivierten Exemplaren auch bei dieser Art die Blüten nur trichterförmig bis auf höchstens 60°. Die Blütezeit dauert 2—3 Tage. Am Vormittag des ersten Tages treten die Narben hervor, die auf einem verlängerten, etwa $^1/_3$ der Fruchtknotenlänge erreichenden Griffel stehen und aufgerichtet bleiben. Am Vormittag des zweiten Tages springen die Antheren auf. Nach Lidforss (**112**, S. 270) sind die Blüten anemogam, da die Sexualorgane exponiert sind; der Pollen erscheint gegen Nässe resistent.

Die Frucht (Fig. 89, 4 u. 5) überragt meist zuletzt die Perigonblätter, ist zur Reifezeit dreiseitig, an der Spitze keilförmig oder stumpf und kurz stachelspitzig. Am Grunde ist sie heller, oberwärts kastanienbraun, selten ganz bleich, stets mit glänzender Epidermis. Die Samen sind sehr groß, sie erreichen bis 3 mm Länge und besitzen eine feilspanförmige Gestalt. Ihre Farbe ist stets bleich.

6. Sektion. *Graminifolii* Buchenau.

Von dieser Sektion, aus der ausdauernde Arten in allen außereuropäischen Kontinenten und einjährige außer einer pazifisch-amerikanischen zumeist im Kaplande wachsen, kommt bei uns wie in ganz Europa nur eine Art vor.

29. Juncus capitatus Weigel. Kopfblütige Binse.

Die kleine unansehnliche Pflanze (Fig. 90, 1), die doch so manches ökologische Interesse darbietet, wächst gern auf feuchtem Sandboden, an überschwemmt gewesenen Stellen, deshalb bedeckt sie feuchte Sandflächen, die vom Wasser verlassen wurden, also etwa die Ufer und den Boden abgelassener Teiche, meist sehr bald und zahlreich, solange bis andere höhere und kräftigere Gewächse dort auf-

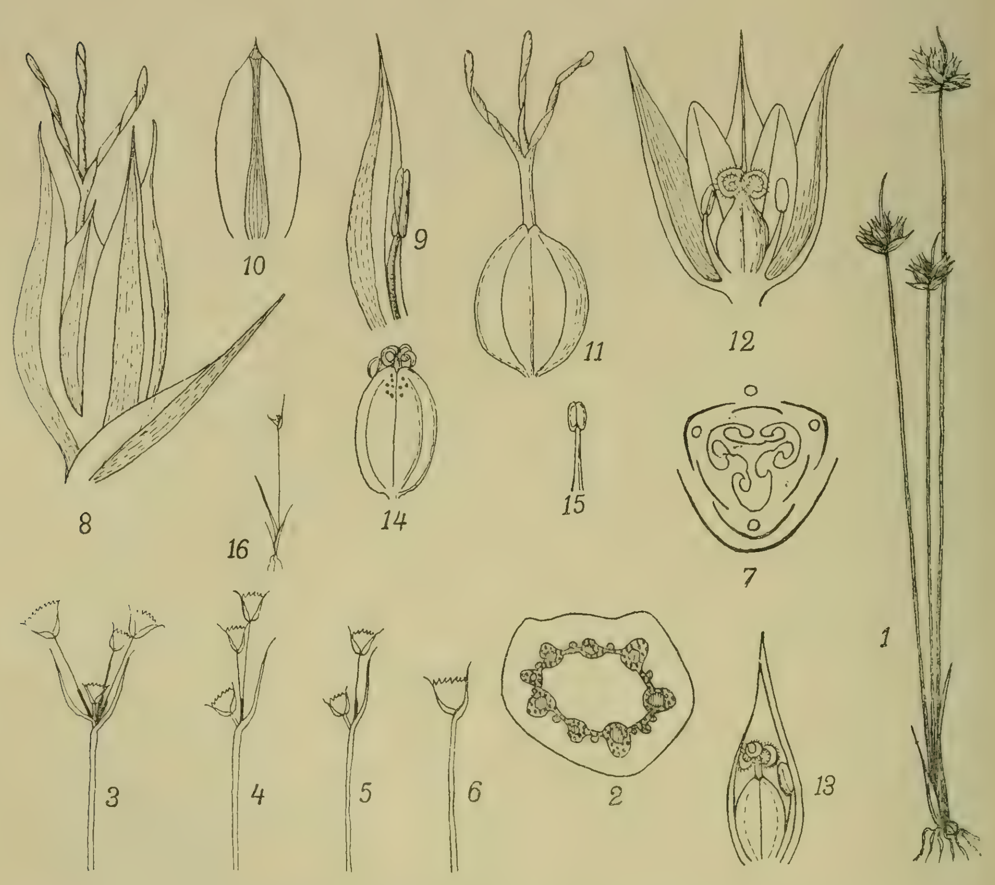


Fig. 90. *Juncus capitatus.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Blattquerschnitt, 32 : 1. 3—6 Schema von Blütenständen. 7 Diagramm. 8 Seltene chasmogame Blüte. 9 Äußeres Perigonblatt, 10 : 1. 10 Inneres Perigonblatt, 10 : 1. 11 Pistill einer Blüte, 10 : 1. 12 Becherförmig geöffnete, kurzgriffelige Blüte, 10 : 1. 13 Kleistogamische und kleistantherische Blüte, 10 : 1. 14 Halbreife, kleistogam gebildete Frucht, links ein Staubbeutel, der vom Staubfaden losgerissen ist, 10 : 1. 15 Unversehrtes Staubblatt derselben Blüte. 16 Zwergpflänzchen, 1 : 1. (1, 16 nach Reichenbach, 2 nach Raunkiär, 3—15 nach Buchenau.)

streben und den Raum einnehmen. Im Mittelmeergebiete, wo ja in den Binnengewässern die Jahresschwankung des Wasserstandes oft groß ist, wächst sie nicht selten mit ähnliche Verhältnisse bevorzugenden *Isoëtes*-Arten. Als ständigen Bewohner, wenn auch meist weniger zahlreich, findet man die Art auf feuchten Heideplätzen, wo sie mit dem feuchten Sande zwischen den Heidesträuchern vorlieb nimmt und wo durch die Nahrungsarmut und die Humus-

säuren des Bodens die Konkurrenz der größeren Pflanzen ausgeschlossen ist. Die Verbreitung des *J. capitatus* im Gebiete ist eine sehr ungleiche; im nordwestdeutschen Flachlande wie auch im Heidegebiet der Lausitz wächst er an den geeigneten Stellen häufig bis zerstreut, in anderen Gegenden fehlt er auf weiten Strecken. Im mitteldeutschen Berglande ist er wenig verbreitet, in Süddeutschland schon zumeist sehr selten, und in den Alpen nur an sehr vereinzelten Orten gefunden worden, im Wallis aber bis zu 1000 m Höhe. Im Mittelmeergebiete ist er wieder verbreitet, dort im Gebiete bis Süd-Istrien hin. Außerhalb Mitteleuropas wächst *J. capitatus* im südlichen Schweden, in Dänemark, Südwest-England, in Frankreich, im ganzen südlichen Europa und im mittleren Rußland; außerhalb Europas ist er bekannt aus Nord-Afrika, von den Kanarischen Inseln, den Azoren, aus Abyssinien und Australien, früher auch von Neufundland.

Die Keimung der Pflanze geschieht im Frühjahr oder im Frühsommer auf den überschwemmten Stellen je nach dem Zurücktreten des Wassers; sie gehört also zu den echten einjährigen, die deshalb auch ihre Stengel und Blütenstände wohl später, nicht vor Juni entwickeln. Die Sproßbildung am Grunde ist der von *J. bufonius* und *J. pygmaeus* nicht unähnlich, die ganze Pflanze erscheint büschelig verzweigt. In den Achseln der grundständigen Rosettenblätter, die unmittelbar auf das Keimblatt des Sämlings folgen, sitzen Knospen, die zu Laubsprossen auswachsen. Wie alle Seitensprosse der vegetativen Sphären beginnen diese mit einem weißhäutigen adossierten Vorblatte, auf das die Laubblätter folgen, die wieder ebenso gebaute Sprosse in ihren Achseln tragen können. Oberhalb dieser Blätter folgt das lange Internodium des den Blütenstand tragenden Stengels. Bei *J. capitatus* kommt es nicht selten vor, daß namentlich an den letzten Auszweigungen der Sproß sich sofort nach dem adossierten Vorblatte ohne jede Ausgliederung von Laubblättern bald zum Stengel streckt. An sehr armen Orten oder an Stellen, wo die Pflanzen sehr dicht stehen, unterbleibt diese Verzweigung oft ganz und gar (Fig. 90, 6, 16) und die kleinen, meist einblütigen, oft nur 1—2 cm hohen Pflanzen gleichen aus einiger Entfernung lebhaft Moosrasen (var. *physcomitrioides* Bänitz).

Der Stengel wird meist 5—8 cm hoch, seltener erreicht er auf schlickigem Sande an buschigen Orten bis 1,5 dm Höhe; er ist stets dünn und bleibt unbeblättert, im Querschnitte erscheint er kantig oder auch fast stielrund. Die Epidermiszellen sind dünnwandig und blasenartig, etwas senkrecht zur Oberfläche gestreckt, denen von *J. tenageia* ähnlich. Die Gefäßbündel sind in 2 Kreisen unregelmäßig alternierend angeordnet und durch einen Bastzylinder eingeschlossen. Der äußere Belag ist sehr kräftig, die Bastzellen aber weitlumig. Das Mark ist parenchymatisch, zerreißt aber später und schwindet dann (6, S. 69).

Die unteren Blätter zeigen eine braune, an den Rändern breit-häutige Scheide, die oberwärts nicht in Öhrchen vorgezogen erscheint. Die Spreite ist linealisch, entweder flach oder an den Heideplätzen meist rinnig, oben spitz. Da sie stets kurz bleibt, erreicht sie die Hälfte oder gar nur $^1/_3$ der Länge des Stengels. An der Blattscheide bestehen die Hautränder nur aus einer Schicht von außerordentlich dünnwandigen, farblosen Zellen. Das Mesophyll der Scheide und Spreite ist reich an Interzellularräumen, besitzt aber sonst keine größeren Luftgänge. Die in ziemlich gleichen Abständen eingelagerten Gefäßbündel haben nur einen Bastbelag, der oberseits stärker ist und dort meist die Epidermis des Blattes berührt (6, S. 69).

Der Blütenstand ist sehr einfach gebaut und läßt deshalb nach Buchenau die Bauverhältnisse der *Capitati* besonders leicht studieren. Der Blütenstand schließt als kopfförmiges Gebilde den Stengel oben ab. Bei kräftigen

Pflanzen besitzt er bis 7 Blüten, meist enthält er weniger und ist halbkugelig gestaltet, mit einem Durchmesser von etwa 9 mm. Das Hüllblatt ist einzeln, oft aber finden sich auch deren 2, die seltener kürzer bleiben als der Blütenstand, meist ihn überragen. Die Tragblätter der Blüten sind meist häutig, besitzen aber einen grünen Mittelstreifen, der als kurze Stachelspitze vorspringt; meist erreichen sie die Länge der Blüten nicht. Die Blüten selbst sind sehr kurz gestielt und lassen keinerlei Vorblattgebilde erkennen. Ist das unterste Hüllblatt viel länger als das Köpfchen, so drängt es das letztere zur Seite; wenn aber dieses Hüllblatt nicht eine Einzelblüte, sondern, wie sehr häufig, ein Köpfchen in seiner Achsel trägt, so erscheint das zweite Stengelglied des Stieles des Seitenköpfchens verlängert und das Seitenköpfchen überragt dadurch sowohl das Hüllblatt als auch das endständige Köpfchen ganz erheblich (Fig. 90, 4—6). Noch weniger wird das Endköpfchen natürlich zur Seite gedrängt, wenn in den Achseln von 2 ausgebildeten Hüllblättern je ein seitenständiges Köpfchen steht; das Endköpfchen sitzt dann in der Gabel zwischen den beiden Köpfchenstielen. Das adossierte Vorblatt der Seitenköpfchenstiele birgt in seiner Achsel eine Knospe, die auch nicht selten zu einem schwachen Köpfchen auswächst; damit beginnt eine Fächelstellung (Fig. 90, 3). Oberhalb des gestreckten Stengelgliedes fand Buchenau niemals Auszweigungen aus der Achsel der Tragblätter, da sich zwischen dem adossierten Vorblatte und den Tragblättern der Blüten keine Zwischenblätter vorfinden.

Die Blüten sind etwa 3,5 mm lang und haben ungleiche Perigonblätter. Die äußeren sind länger und derber mit grannig vorspringender Spitze, die inneren eiförmigen kürzer und fast ganz häutig, spitz. Staubblätter sind nur 3 vorhanden. Die Blüten sind chasmogam oder in der Mehrzahl der Fälle kleistogam, je nach der Länge der Griffel (Fig. 90, 8, 12—14). An den kleistogamen Blüten neigen in der Regel die äußeren Perigonblätter mit ihren Spitzen völlig zusammen, die Antheren sind durch die austreibenden Pollenschläuche an die widderhornförmig gekrümmten Narben geheftet und werden durch die sich entwickelnde Frucht von den Staubfäden abgerissen (Fig. 90, 13 u. 14); auch beim Präparieren der Blüten bleiben die Staubbeutel oft an der Narbe sitzen. Einzelne Blüten sind unvollständig kleistogam, sie öffnen sich höchstens kelchglasartig; ihre Antheren springen gewöhnlich auf, so daß der Pollen direkt auf die Narbe fällt. Bei den chasmogamen Blüten öffnet sich das Perigon am frühen Morgen, die Perigonblätter spreizen aber auch hier nur auf 30—50°. Die Narben bleiben oft mehr oder weniger zusammengerollt. Um die Mitte des Vormittags herum springen die Antheren auf und nach etwa 8stündigem Blühen schließt sich das Perigon wieder. Die Narben sind gelblichweiß mit glashellen Papillen (22, S. 384; 23, S. 27.)

Die Frucht stellt eine eiförmig-dreiseitige, 3fächerige Kapsel dar, die an der Spitze stumpf und stachelspitzig erscheint; sie bleibt stets viel kürzer als die äußeren Perigonblätter. Die Farbe der Kapsel ist oberwärts kastanienbraun, am Grunde bleibt sie heller. Die rotbraunen Samen sind sehr klein und scheinen an trockenen Orten sehr leicht die Keimfähigkeit zu verlieren.

2. Gattung. **Luzula Lam. u. DC., Hainbinse.**

Die Gattung *Luzula*, die sich von *Juncus* schon durch die stets flachen, am Rande fast stets behaarten (gewimperten) Blätter mit geschlossenen Blattscheiden, dann aber auch durch die einfächerige, nur dreisamige Kapsel unterscheidet, ist in ihren ökologischen Verhältnissen wie auch in ihrem anatomischen Aufbau sehr viel weniger wechselnd als *Juncus*. Die große Mehrzahl unserer Arten aus der etwa 60 Arten umfassenden Gattung, die über die ge-

mäßigten und kalten Zonen namentlich der nördlichen Halbkugel verbreitet ist (nur einige Arten in den Hochgebirgen der Tropen), wächst in Wäldern oder auf Grasplätzen, an mäßig feuchten Felsen oder im Gerölle der Gebirge, kurz weder an Standorten, die durch Trockenheit noch durch Salzgehalt u. ä. exponiert erscheinen. Die in vielen Dingen ähnlichen Standorte ergeben ähnliche Anpassungen. Unsere Arten sind sämtlich ausdauernd und in der Tracht den flachblättrigen der vorigen Gattung ziemlich ähnlich.

Die Wurzeln sind bei *Luzula* entsprechend dem Standorte auf losem, luftreichen Boden dünn und meist reich verzweigt, haben auch in der Rinde keine Luftgänge und Luftlücken. Die Rinde setzt sich unter der ziemlich großzelligen Epidermis aus einem Parenchym zusammen, dessen Zellen nach innen zu meist deutlich kleiner werden und keine strahlige Anordnung zeigen; ihre innersten Zellschichten sind meist bereits stark verdickt (Fig. 91 A), ihnen schließt sich nach innen die U-förmig verdickte Endodermis an. Das Gefäßbündel enthält je nach der Dicke der Wurzel Gefäße in verschiedener Zahl; bei kräftigeren Wurzeln ist ein Kranz von Gefäßen (etwa 5 oder auch mehr), die ring- oder spiralförmige Verdickungen aufweisen, vorhanden, bei dünnen oft nur eines. Entsprechend ist auch die Zahl der Phloëmgruppen. Die Phloëmzellen werden später zusammengedrückt oder sie verdicken ihre Wände stark (Fig. 90 A), so daß die Gewebe in der Nachbarschaft der Gefäße sklerenchymatisch erscheinen (23, S. 6; **154**, S. 399). Die Wurzelhaare (Fig. 91 B) sind denen der meisten *Juncus* ähnlich, ziemlich fein und in wechselnder Zahl ausgebildet.

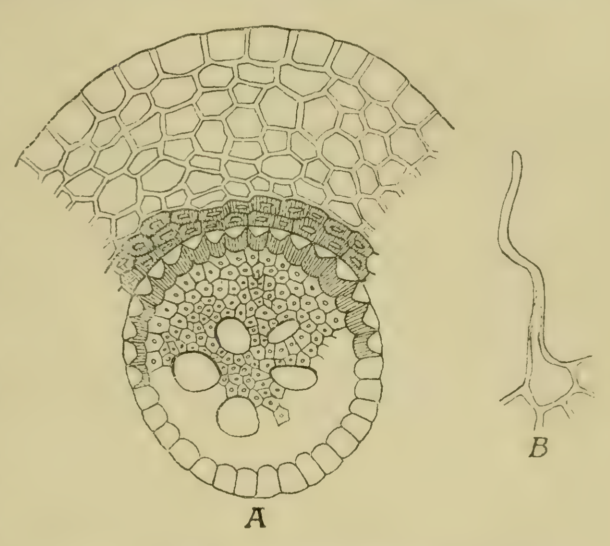


Fig. 91. *Luzula silvatica.*
A Wurzelquerschnitt, B ein einzelnes Wurzelhaar. 150 : 1. (Nach Buchenau.)

Die Grundachsen stellen bei allen Arten ein Sympodium dar. Die Zahl der Niederblätter ist meist unbestimmt, und abweichend von den meisten *Juncus*-Arten, sich anschließend an die einjährigen Arten dieser Gattung und etwa an *J. squarrosus*, ist eine ausgeprägte Fortsetzungsknospe aus der Achsel eines bestimmten Blattes nicht ausgebildet. Wieviel seitliche Sprosse an jeder Grundachsengeneration entstehen, ist unbestimmt und hängt vielfach von den Vegetationsverhältnissen ab. Dadurch wird auch die Ausgiebigkeit der vegetativen Vermehrung, die durch das Absterben der älteren Grundachsenteile und Selbständigwerden der einzelnen Sprosse erfolgt, natürlich beeinflußt. Auch an den Arten mit kriechenden Ausläufern ist die Zahl der Niederblätter u. s. w. sehr wechselnd.

Im anatomischen Bau schließt sich die Grundachse im wesentlichen gleichfalls der von *Juncus* an, nur finden sich auch hier in der Rinde keine großen Luftgänge, da ja die Durchlüftung keine Schwierigkeiten macht; eine radiale Anordnung der Zellgruppen ist auch nicht zu bemerken. Unter der verdickten Endodermis, die durch 1—2 Lagen von mechanischen Zellen verstärkt ist, liegen

die Gefäßbündel in einem Kreise angeordnet, im Mark finden sich keine oder nur wenige verstreute. (**154**, S. 400).

Der Stengel der *Luzula*-Arten ist auch oberwärts beblättert; an den Ansatzstellen der Blätter sind deutliche Stengelknoten, Verdickungen, entwickelt. Im Querschnitt sind die Stengel im wesentlichen so übereinstimmend gebaut, daß wie schon oben erwähnt wurde, Schwendener (57, S. 73) darauf seinen *Luzula*-Typus begründet hat (Fig. 92). Die Gefäßbündel sind in einen mechanischen Ring eingebettet, der das Mark von der Rinde scheidet und völlig vom mechanischen Gewebe umgeben, welches an den Stellen der großen Gefäßbündel nach der Rinde oder auch nach dem Marke zu mehr oder weniger leistenartig vorspringt. Außerdem sind mechanische Verstärkungen bezw. Sklerenchymbündel nicht mehr vorhanden. Das Mark ist parenchymatisch und bleibt erhalten, ohne zusammenzufallen, so daß die Stengel bei allen Arten gefüllt erscheinen.

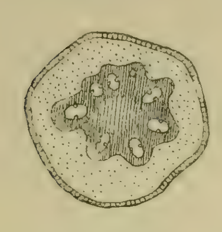


Fig. 92.
Luzula spicata.
Stengelquerschnitt, 40 : 1.
(Nach Buchenau.)

Die Blätter sind, wie bei den meisten Vertretern der Familie, am Grunde mit einer Scheide versehen, die aber bei dieser Gattung, wenigstens in der größten Mehrzahl der Fälle, geschlossen ist; bei der Untergattung *Anthelaea*, sind an den Blütenständen die unteren Grundblätter mit ganz geschlossenen Scheiden ausgestattet, während die oberen mehr oder weniger offene besitzen, deren Ränder gleichsinnig gerollt sind (23, S. 13). Auch bei anderen Arten reicht ein oberer Einschnitt in die Scheide hie und da weiter abwärts.

Die Blattspreiten sind bei allen Arten flach und ziemlich breit; einige Arten haben die Fähigkeit, sie in trocknen Zeiten stärker oder schwächer einzurollen, eine Einrichtung, die man auch bei unseren waldbewohnenden Arten

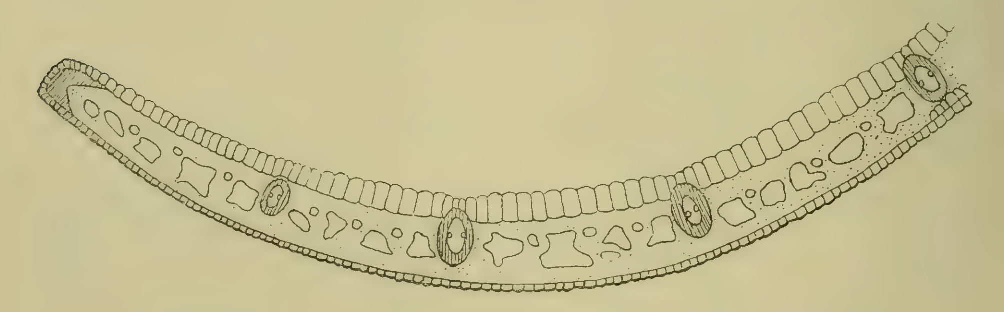


Fig. 93. *Luzula silvatica.*
Blattquerschnitt; 40 : 1. (Nach Buchenau.)

zu Zeiten der sommerlichen Trockenheit beobachten kann, wenn die bestandbildenden Bäume durch den Wasserentzug den Kräutern eine erhebliche Wurzelkonkurrenz bereiten (näheres vgl. Graebner, Pflanzenwelt Deutschlands). Die anatomischen Verhältnisse bieten meist nichts besonders bemerkenswertes. Die Epidermiszellen der Blattoberseite sind viel größer als die der Unterseite (Fig. 93) und erinnern an die blasenförmigen Zellen der *Juncus*-Arten; so sind z. B. die von *L. silvatica* bis 3mal höher als die der Unterseite. Bei verschiedenen arktisch-alpinen Arten ist die Kutikula sehr stark entwickelt. Die Spaltöffnungen liegen bei allen Arten im Niveau der Epidermis oder doch nahezu so (Fig. 94 A und C); sie bestehen aus 4 Zellen, 2 Schließzellen und 2 Hilfszellen, die zu-

sammen einen mehr oder weniger deutlich quadratischen Raum einnehmen. Von der Spaltöffnungs-Mutterzelle werden nur die beiden Schließzellen geliefert, die Hilfszellen werden von den benachbarten Epidermiszellen abgespalten. Die Hilfszellen werden meist viel größer als die eigentlichen Spaltöffnungszellen, sie umgreifen die letzteren mehr oder weniger und zeigen die zum Funktionieren des ganzen Organes nötigen dünnen Gelenkstellen (23, S. 18). Angeordnet sind die Spaltöffnungen in Längsreihen über dem Assimilationsgewebe; wo Gefäßbündel mit mechanischen Elementen bis an die Epidermis heranreichen, fehlen sie. Über die Oberfläche verbreitet ist unter der Epidermis eine meist ununterbrochene Schicht von Palissadenparenchym gelagert, bei den schattenbewohnenden Arten ist auch diese mitunter schon von großen Luftlücken unterbrochen, die in der Blattmitte und auf der Unterseite nie fehlen und bei den Waldpflanzen

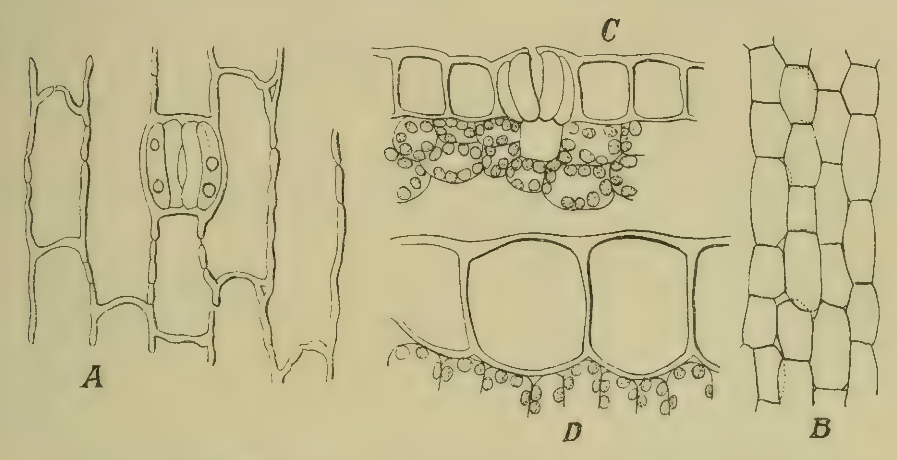


Fig. 94. Spaltöffnungen und Epidermis der Blätter von *Luzula pilosa*.
A Epidermis der Unterseite mit einer Spaltöffnung, B das Wassergewebe der Oberseite von oben gesehen, C Epidermis der Unterseite, D der Oberseite im Querschnitt; 225 : 1. (Nach Buchenau.)

dort mitunter so zahlreich sind, daß die Zellen eines Querschnittes gruppenweise im Wasser davonschwimmen. Die das Blatt längs durchziehenden Gefäßbündel sind je nach dem Standort (schattig oder offen, feuchter oder trockener) mit schwächeren oder stärkeren mechanischen Elementen belegt. Nur die größten der Gefäßbündel durchsetzen das ganze Blatt von der Oberseite bis zur Unterseite, die übrigen sind der an diesen Stellen kleinzelligen Epidermis der Oberseite angelagert. Die Blattränder sind unter der Epidermis von je einem mechanischen Bündel begleitet, dessen Zellen auch je nach dem Standorte sehr verschieden dick werden und welches vom Rande etwas auf die Ober- und die Unterseite übergreift. Die Epidermiszellen des Blattrandes (Fig. 95) sind z. T. in lange dünne mehrzellige spitze Haare verlängert, die besonders an der Mündung der Blattscheide dicht büschelartig angeordnet sind. Je nach der Art und auch nach dem Standorte sind die Haare verschieden zahlreich. Bei einigen Arten fallen sie später zum großen Teile ab. Über rote Punkte an den Blättern siehe bei *L. Forsteri*.

Die Blattspitze (Fig. 96 und 97) ist mehr oder weniger spitz; die Blattränder, die als nach oben übergeschlagene Blattunterseite erscheinen, deren anatomischen Bau sie auch aufweisen, nähern sich auf der Oberseite plötzlicher oder allmählicher und verschmelzen dort miteinander. Dem anatomischen Bau der Blattunterseite entsprechend haben sie oft Spaltöffnungen, die deshalb oft

auf beiden Seiten, oder auch nur auf einer Blattseite liegen. Die Spaltöffnungen der Spitze sind oft groß und dienen der Ausscheidung überschüssigen Wassers in tropfbar flüssiger Form, namentlich in den feuchten Zeiten des Frühlings.

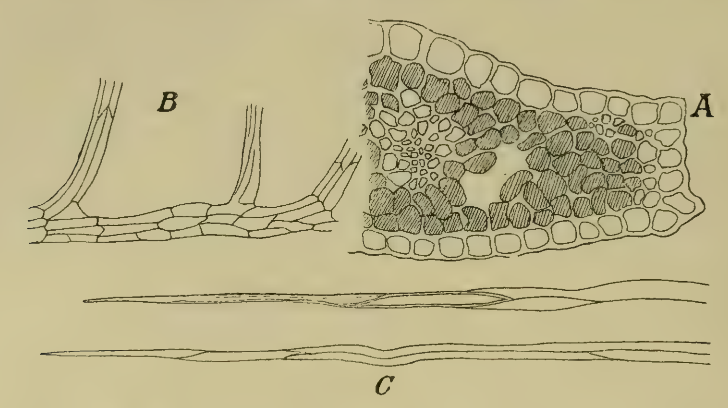


Fig. 95. *Luzula silvatica.* Haare des Blattrandes.
A Querschnitt durch den Blattrand, B Blattrand mit den Haarbasen von der Fläche, C zwei Haare; 75 : 1. (Nach Buchenau.)

Wie auch bei den flachblättrigen *Juncus*-Arten stirbt die Blattspitze meist bald ab. Manche Arten (so *L. pilosa* und *L. campestris*) lassen keine solchen Einrichtungen erkennen (Fig. 97).

In der Knospenlage bilden die Blätter meist jedes eine einfache Rinne und sind im Kreise umeinander gelagert; nur bei sehr breitblättrigen Arten, z. B.

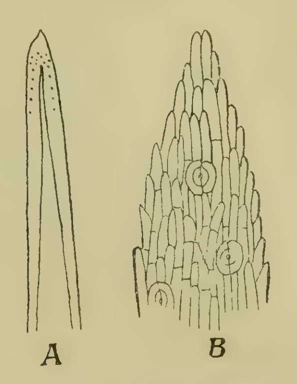


Fig. 96. Blattspitzen.
A Oberseite von *Luzula glabrata*, 5 : 1.
B Oberseite von *L. nivea*, 150 : 1.
(Nach Buchenau.)

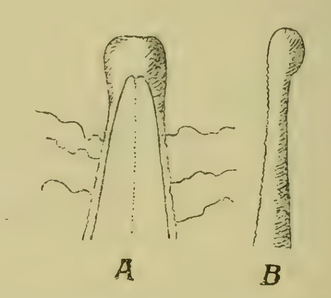


Fig. 97. Blattspitze von *Luzula pilosa.*
A von oben, B von der Seite gesehen, 10 : 1. (Nach Buchenau.)

L. silvatica, ist die Blattfläche anfangs zu einem Hohlzylinder zusammengebogen, den man im Innern der Blattrosette stets mit bloßem Auge gut erkennen kann.

Die Hochblätter, die sich an den blütentragenden Stengeln finden, sind denen von *Juncus* ähnlich gestaltet, nur sind sie bei *Luzula*, und zwar sowohl die Tragblätter, wie die stets vorhandenen Vorblätter der Blüten, meist am Rande zerrissen oder gewimpert (23, S. 17).

Der Blütenstand wird bei den einzelnen Gruppen und Arten eingehender beschrieben werden. Nach Buchenau (23, S. 122) zeigen sich bei der Vergleichung der 3 Untergattungen charakteristische Verschiedenheiten, die das Verständnis der verschiedenen Insertionen der Blüten vermitteln: Bei *Pterodes* haben die Blütenstiele eine bedeutende Länge und der Blütenstand zeigt infolge dessen ein fast doldiges Ansehen; die Blüten stehen dabei einzeln oder sind nur zu wenigen genähert. *Anthelaea* zeigt zumeist rispige oder schirmrispige Blütenstände; durch die Verkürzung der letzten Stengelglieder der Auszweigungen nähern sich die Blüten zu Gruppen. Bei *Gymnodes* sind meist arm-, seltener reichblütige Köpfe oder gar Ähren vorhanden, die aber ihre Entstehung noch durch das Vorhandensein einer Endblüte verraten. Charakteristischer Weise zeigt sich bei diesen Arten eine Neigung zum Schwinden des oberen Vorblattes (normal sind deren 3 vorhanden), ohne daß in der Stellung der Blüte eine Änderung stattfände. Schritte dieses Schwinden der Vorblätter weiter fort und



Fig. 98. Blüten-Diagramm von *Luzula*. (Nach Buchenau.)

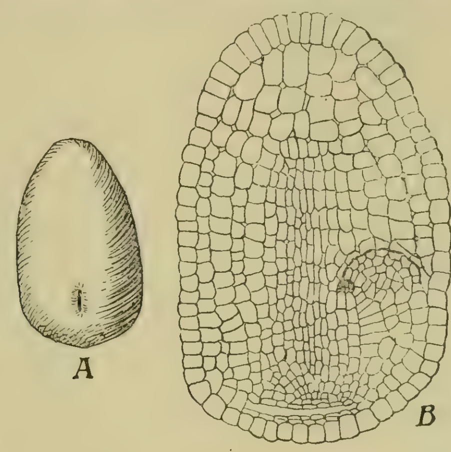


Fig. 99. *Luzula campestris.* Reifer Embryo. A von vorn gesehen mit der Kotyledonarspalte, 75 : 1. B im Längsschnitt, 150 : 1. (Nach Buchenau.)

schwände zugleich die Endblüte, so entspräche das Köpfchen zuletzt völlig dem von *Juncus lampocarpus* (S. 175).

Im Bau der Blüten (Fig. 98) sind äußerlich wenig Unterschiede gegenüber *Juncus* vorhanden; auch sie sind ausgeprägt protogyn (**32**, Bd. 21. S. 201 „*tipo longi-stamineo*“). Durch einen Brandpilz (*Ustilago Luzulae*) wurden bei einigen Arten Deformationen hervorgerufen: es bilden sich statt der kleinen Blüten zierliche Sprossen mit häutigen Hochblättern aus (10, t. 3, Fig. 8, 9). Über den Pollen vgl. S. 84, Fig. 55. Der Fruchtknoten ist einfächerig, da die Kommissuren der Fruchtblätter nur wenig vorspringen. Die Samenanlagen sind aufrecht oder anatrop.

Die Samen von *Luzula* sind erheblich größer als die von *Juncus*; während beim letzteren die Epidermis meist eine eigentümliche Skulptur zeigt, ist sie bei den ersteren meist glatt und glänzend. Oft findet sich an den Samen eine Caruncula, die z. B. bei der Untergattung *Pterodes* so kräftig entwickelt ist (vgl. S. 84, Fig. 56), daß sie die dünnwandige Frucht sprengt. Ganz anders gebaut ist die am Grunde sitzende von *Gymnodes*. Hier ist es nach Buchenau (23, S. 25) die Umgebung der Mikropyle (also das Gewebe des äußeren Integu-

mentes), welches stark anschwillt, lufthaltig wird und sich dann als ein weißes oder gelbliches Anhängsel von dem übrigen braunen Körper des Samens abhebt. Die ökologische Bedeutung der Caruncula ist neuerdings durch Sernanders[1]) Untersuchungen anscheinend geklärt. Der genannte Schriftsteller fand, daß z. B. die zur Untergattung *Pterodes* gehörige *Luzula pilosa* stark „myrmekochor" ist, daß ihre Samen von den Ameisen schnell verschleppt werden, die das Anhängsel verzehren.

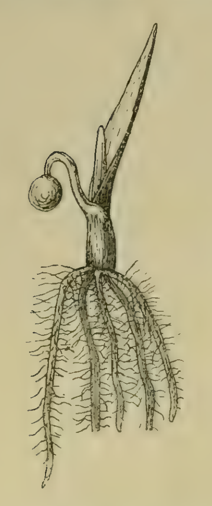


Fig. 100. Keimpflanze von *Luzula Forsteri*. Die Spitze des Kotyledon steckt noch im Samen, 2:1. (Nach Buchenau.)

Die Keimung der Samen geht fast in der gleichen Weise vor sich, wie sie S. 87 von *Juncus bufonius* beschrieben wurde (Fig. 100). Die meisten Arten von *Luzula* bringen im ersten Jahre nur eine vielblättrige Laubblattrosette hervor, deren Blätter meist nach der $^3/_8$-Stellung angeordnet sind. In den Blattachseln, mit Ausnahme der untersten des ersten Laubblattes, befinden sich Knospen, die im nächsten Frühjahr, seltener (z. B. *L. campestris*) schon im ersten Jahre, gleichfalls zu Laubblattrosetten auswachsen.

1. Untergattung. ***Pterodes*** Griseb.

30. Luzula Forsteri DC. Forsters Hainbinse. 31. L. flavescens Gaud. Gelbliche H. 32. L. pilosa Willd. Behaarte H.

Die Untergattung *Pterodes* umfaßt bei uns die 3 nahe verwandten genannten Arten, die deshalb auch zu einer Gesamtart *L. pilosa* A. u. G. zusammengefaßt wurden. Die Ansprüche aller drei Arten auch an die Standorte sind ziemlich ähnliche, sie bewohnen schattige, nicht zu trockene bis feuchte Wälder. Die Gruppe ist, wie oben S. 191 schon angedeutet wurde, durch den doldenähnlichen Blütenstand mit den meist einzeln stehenden Blüten ausgezeichnet, auch das ansehnliche Samenanhängsel (Caruncula) ist allen Arten gemeinsam. Am kürzesten erscheint es bei *L. Forsteri* ausgebildet, bei der es nicht die Länge des Samens erreicht, bei den beiden anderen Arten wird es so lang wie der Samen. *L. Forsteri* und *L. flavescens* haben mehr oder weniger stark verlängerte Stengelblätter gemeinsam (bei *L. pilosa* sind sie alle sehr klein); das Gemeinsame von *L. Forsteri* und *L. pilosa* ist der dicht rasenförmige Wuchs, während *L. flavescens* mit verlängerten Ausläufern kriecht. Es sind also mannigfaltige verwandtschaftliche Beziehungen dieser drei europäischen Vertreter der Untergattung vorhanden.

L. Forsteri bevorzugt Bergwälder und in diesen mäßig feuchte Orte. Im Gebiete ist sie nur in einem kleinen Teile verbreitet und zwar im westlichen und südlichen; sie erreicht bei uns die Nordostgrenze ihrer Verbreitung. Von der westlichen Schweiz aus folgt sie dem Rheintale bis Linz und findet sich auch im Maintale vereinzelt bei Gemünden, ebenso in Oberbayern bei Starnberg. In den südlichen Alpen dringt sie vom Mittelmeergebiete her weit in die Alpentäler ein, in Südtirol steigt sie beispielsweise bis über 1500 m an, in den östlichen Alpen folgt sie der pannonischen Flora bis nach Nieder-Österreich. Außerhalb des Gebietes ist *L. Forsteri* von England an südwärts durch das ganze westliche und fast das ganze südliche Europa verbreitet, folgt von dort der Mediterran-Flora in Vorderasien bis nach Persien und wohnt auch in Nord-Afrika.

[1]) R. Sernander, Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Upsala und Stockholm. 1906.

Die Grundachse bleibt meist nur kurz und ist aufgerichtet, ringsum mit kurzen, dicht gedrängten Sprossen besetzt. Die aufrechte Stellung der Grundachse schon läßt sie als echte Waldbewohnerin, besonders der Laubwälder erkennen, ähnlich wie es *Hepatica*, *Viola silvatica* u. a. sind. Durch die sich alljährlich nach oben verlängernde Grundachse wird die Pflanze stets etwas gehoben und folgt so mit ihrem Wachstum der alljährlich fallenden Laubdecke. Die Wurzeln der neuen Sproßgenerationen werden immer wieder in die neugebildete humose Decke getrieben. An Stellen wo kein Laub fällt, werden die Pflanzen nicht alt, mit einem kleinen Stämmchen erheben sie sich über den Boden, bleiben dabei wenig verzweigt und leiden stark unter der sommerlichen Trockenheit und unter andern ungünstigen Witterungsverhältnissen[1]), so daß sie meist nach einigen Jahren absterben. Wo andererseits zu viel Laub fällt, so daß eine dicke Laubdecke entsteht, streckt sich durch die Laubdecke hindurch die Grundachse mit einigen verlängerten Stengelgliedern in die Höhe, die Verzweigung und damit die Rasenbildung wird dadurch lockerer.



Fig. 101. *Luzula Forsteri*. 1 Blütenstand, 1 : 1. 2 Frucht, vergr. 3 Same mit Anhängsel, stark vergr. (1, 2 nach Reichenbach, 3 nach Buchenau.)

Der Stengel erhebt sich meist 2—3, selten bis zu 4 dm über den Boden, er ist glatt und im Querschnitte rund. Er überragt die Blätter meist um ein beträchtliches. Die Blattscheide erscheint an den unteren Blättern meist purpurn bis violett gefärbt und zeigt an der Mündung, wenigstens im Frühjahr, eine ziemlich starke büschelige Bewimperung, die am Rande der Spreite in eine lockere übergeht. Die Blattspreite ist einigermaßen wechselnd, meist werden die Blätter bis zu 3 mm breit, mitunter, besonders an offneren und hungrigeren Orten, dann auch an höher gelegenen Stellen in den Alpen bleiben sie aber nur schmal, öfter werden sie nicht viel über 1 mm breit (var. *flaccida* A. u. G.). Die Spreite verschmälert sich allmählich in die stumpfliche, deutlich verdickte, meist sehr frühzeitig schon absterbende Spitze. Eine auch bei andern Arten auftretende Erscheinung ist bei dieser Art besonders oft zu beobachten; im grünen Parenchym der Blätter finden sich zerstreut rote Punkte, die sich je mehr sich die Zeit der Fruchtreife nähert, vermehren, so daß die sonst grasgrüne Farbe der Pflanze deutlich dadurch beeinflußt wird. Die mikroskopische Untersuchung zeigt Zellen mit rotbraunem Inhalt; dieser löst sich nach Buchenau (23, S. 20) nicht in Spiritus und Nelkenöl, ist also nicht harzig, dagegen wird er mit Eisenchlorid schwärzlich; er besteht also aus Gerbstoff oder enthält diesen doch in größerer Menge.

Der endständige Blütenstand (Fig. 101, 1) ist meist ziemlich groß und wird durch die Verzweigung der unteren Zweige erster Ordnung spirrenartig; kleinere er-

[1]) Vgl. z. B. Graebner, Pflanzenwelt Deutschlands, S. 195 usw.

scheinen zusammengesetzt doldig. Am Grunde steht ein einzelnes aufrechtes Hüllblatt, welches vielmal kürzer als der Blütenstand bleibt. Der Blütenstand selbst ist dabei nickend oder er richtet sich auf. An den Zweigen erster Ordnung finden sich sehr selten mehr als drei Zweige zweiter Ordnung. Eine Blüte dritter Ordnung fand Buchenau nur einmal. Durch die Verlängerung der zweiten Stengelglieder an allen Seitenachsen wird der ganze Blütenstand sehr locker und die Blüten stehen einzeln, selten sind sie zu 2—3 genähert. Ihre Vorblätter sind breit-eiförmig, erreichen aber nur $^1/_2$ bis $^1/_3$ der Länge der Blüten (7, S. 419).

Die Blüten sind etwa 4 mm lang; ihre Perigonblätter sind gleichlang, oder die inneren deutlich länger, alle sind ganzrandig, meist von kastanienbrauner Farbe, die besonders im südlichen Gebiete sehr dunkel bis schwarzbraun werden kann (var. *atrifusca* A. u. G.). Am Rande sind sie schmal gelb- bis weißhäutig. Die äußeren Perigonblätter sind kurz begrannt zugespitzt, die inneren stumpflich und stachelspitzig.

Zur Blütezeit vom Mai bis zum Juli werden zunächst die drei langen aufrechten weißen bis schwach gelblichen oder grünlichen Narben durch den verlängerten Griffel, der die Länge des Fruchtknotens erreicht, aus dem Perigon hervorgeschoben. Dieses rein weibliche Stadium dauert meist 4—5 Tage, (22, S. 402), nach Schulz (**169**, Bd. 2, S. 171) ist es jedoch mitunter auch nur kurz, so daß sich alle Abstufungen von ausgeprägter bis zu schwacher Protogynie zeigen. Hat das weibliche Stadium lange gedauert, so sind die Narben bereits bis zum Grunde gebräunt, wenn das Perigon sich öffnet. Dies geschieht meist Vormittags. Wenige Stunden nachdem das Perigon sich öffnete, springen die Antheren auf. Nach 5—6 Stunden schließt sich das Perigon wieder, sodaß es im ganzen bis zu 12 Stunden geöffnet bleibt. Hatten sich die Narben erst kurz vor dem Öffnen des Perigons herangestreckt, so beginnen auch sie erst mit dem Freiwerden des Pollens zu welken.

Die Frucht (Fig. 101, 2) stellt eine aus breit-eiförmigem Grunde verschmälert zugespitzte oder stachelspitzige, strohgelbe, glänzende Kapsel dar, die meist kaum die Länge der Perigonblätter erreicht, nur selten etwas länger wird. Die großen Samen (Fig. 101, 3) sind rötlich kastanienbraun und glänzen etwas.

L. flavescens (Fig. 102, 1) wächst zumeist in moosigen Nadelwäldern höherer Gebirge; dort ist sie aber recht verbreitet. In den Alpen ist sie von der Dauphiné bis nach Nieder-Österreich nicht selten, südlich geht sie bis Steiermark, Krain und Görz. Im Wallis steigt sie bis über 2000 m, in Tirol bis etwa 1800 m an. Im Jura kommt sie bis zum Sundgau vor. Außerhalb des Gebietes wächst die Art auf den Pyrenäen, in den Apenninen, auf der Balkanhalbinsel in Bosnien, der Herzegovina und in Serbien, sowie im ganzen Zuge der Karpathen von den Schlesischen Beskiden bis nach Siebenbürgen. Die Angabe auf Korsika ist zweifelhaft.

Durch die meist 3—6 cm, seltener bis 1 dm langen Ausläufer (Fig. 102, 1) der kriechenden Grundachse bildet die Pflanze lockere Rasen. Die Zahl der Niederblätter ist an den Grundachsenstücken oder Ausläufern je nach der Länge und der Bodenart wechselnd. Im lockeren Moose oder Nadelschutt der Fichtenwälder ist die vegetative Vermehrung durch die Verzweigungen der Grundachsen recht ausgiebig. Der Stengel ist aufrecht oder er steigt aus der Grundachse auf; seine Höhe ist keine erhebliche, meist übersteigt sie 1—2,5 dm nicht, an sehr üppigen Orten, in Gesellschaft anderer Kräuter, wird er aber auch mitunter bis über 3 dm hoch. Wie bei den anderen Arten der Gruppe ist er stielrund und glatt.

Die Blattscheide der unteren grundständigen Rosettenblätter ist meist braun bis gelblich gefärbt, sonst ist sie, wie auch die Blattspreite, der vorigen ziemlich ähnlich gestaltet. Die Blattspitze ist meist etwas spitzer und plötzlicher verschmälert.

Der Blütenstand (Fig. 102, 1) ist meist einfach, am Grunde befindet sich ein einzelnes Hüllblatt, welches auch mehrfach kürzer als der Blütenstand ist. Die endständige Hauptachse wird, nachdem sie einige, meist etwa 5 Seitenzweige erzeugt hat, durch eine Endblüte abgeschlossen. Diese sitzende oder fast sitzende Blüte schlägt oft fehl. Über dem adossierten Vorblatte jedes Seitenzweiges folgt ein verlängertes Stengelglied, über dem die beiden Vorblätter der Blüte stehen (Fig. 102, 2); diese sind eiförmig, oft an der Spitze gewimpert, von gelblicher Farbe, stets viel kürzer, bis etwa $^1/_3$ so lang als die Blüte. Durch das verlängerte Stengelglied erreichen die Seitenzweige eine Länge von mitunter über 3 cm, sie bleiben aufrecht oder stehen ab, seltener sind sie zurückgeschlagen. Seitliche Verzweigungen der Zweige erster Ordnung fand Buchenau nicht. Durch die Kürze der Stengelglieder der Hauptachse und die Streckung derjenigen der Seitenzweige wird der Blütenstand zur Doldentraube; es kommt der dieser Art eigentümliche



Fig. 102. *Luzula flavescens.*

1 Habitusbild, rechts ein Ausläufer, 1 : 1. 2 Schema des Blütenstandes. 3 Frucht, vergr. 4 Same, stark vergr. (1 u. 3 nach Reichenbach, 2 u. 4 nach Buchenau.)

doldenähnliche Blütenstand durch die fast gleiche Höhe der Blüten zustande (22, S. 419).

Die Blüten stehen nach dem Geschilderten stets einzeln; sie besitzen meist eine Länge von 3,5 mm, vergrößern sich in der Frucht auf 5,5 mm. Die lanzettlichen, lang zugespitzten Perigonblätter haben durch ihre gelbliche Farbe der Art den Namen gegeben, oft haben sie einen rötlichen Mittelstreifen, ihr Rand ist breit häutig; die inneren sind deutlich länger. Zur Blütezeit von Mai bis September treten, wie bei der vorigen Art, zunächst die Narben aus der Spitze des geschlossenen Perigons hervor, sie werden durch den verlängerten Griffel, der die Länge des Fruchtknotens erreicht, emporgehoben und die aufgerichteten Narben werden fast ganz entrollt; letztere sind lang und von gelbgrüner Farbe. Hat dieses weibliche Stadium 3—4 Tage gedauert, dann öffnet sich das Perigon und breitet sich fast sternförmig aus. Die Staubbeutel springen bald auf. Oft sind bei Eintritt dieses zwitterigen Stadiums die Narbenschenkel in ihren oberen Hälften bereits abgestorben oder ihre glashellen Papillen doch gewelkt; nur der untere Teil der Narben, soweit diese von den Perigonblättern bedeckt blieben, ist noch frisch. Nach einigen Stunden schließt sich die Blüte wieder (22, S. 401).

Die Frucht (Fig. 102, 3) ist aus eiförmigem Grunde verschmälert, stumpflich, stachelspitzig, von strohgelber bis gelblichbrauner Farbe und glänzend; zur Zeit der Reife ist sie fast doppelt so lang als die Perigonblätter. Die Samen (Fig. 102, 4) sind sehr groß, bis zu 4 mm lang, von rotbrauner Farbe.

L. pilosa ist zwar den beiden vorigen Arten entschieden nahe verwandt, steht diesen aber nicht so nahe, wie die beiden unter sich; sie liebt vorzugsweise schattige Laub- und Nadelwälder und wächst dort im losen Moose und Nadelschutt oft in großer Menge. An buschigen, schattigen Abhängen, an etwas feuchten Orten, besonders an steilen Stellen, wo sich vielfach kahle Plätze finden, siedelt sie sich gern an. Die Art ist fast im ganzen Gebiete häufig und bildet sehr vielfach in unseren Wäldern mit ihren immergrünen dunklen Blättern, aus denen mit den Blütenständen, gleich nach dem Verschwinden des Schnees, büschelförmig die hellen, jungen Blätter erscheinen, den ersten Schmuck des Frühlings. Auf den Nordseeinseln fehlt die Art. In den Alpen von Wallis steigt sie bis etwa 1650 m, in denen von Tirol wurde sie bis zu 1900 m Höhe beobachtet. Außerhalb des Gebietes bewohnt *L. pilosa* auch fast ganz Europa, fehlt aber in der immergrünen Region des Mittelmeergebietes, also in den südlicheren Teilen der drei mediterranen Halbinseln. Östlich ist sie weiter verbreitet durch Transkaukasien und Sibirien (die Angabe in Japan ist unsicher). Auch in Nordamerika fehlt sie nicht.

Die Grundachse dieser Art ist, wie schon oben erwähnt, dicht rasenbildend, doch kommt gerade bei ihr infolge der Eigenart des Standortes an schrägen bis steilen Abhängen und in Wäldern die S. 193 beschriebene Lockerung der Rasen oft vor. Herabrutschender oder herabgespülter Sand wird während der Winterregen durch die Pflanze an den Abhängen festgehalten und deckt sie ein, in Wäldern ist es natürlich wieder der Laub- und Nadelschutt und dazu nicht selten die üppige Moosentwickelung. Wird durch die letztere, dort wo sie überhand nimmt, die Grundachse ständig zur Streckung gezwungen, so lösen sich die Rasen in einzelne schwächliche, meist nicht blühende Triebe auf. Ähnlich wie *Aira flexuosa*, *Digitalis purpurea* und andere, können die Pflanzen aber trotzdem unter diesen Umständen lange leben. Sobald durch einen Windbruch, durch Abholzung u. a. Licht und Luft an den Waldboden gelangt und das Moos dadurch in seinem Weiterwachsen gehemmt wird, stärken sich die *Luzula*-Pflanzen wieder plötzlich und werden sichtbar. Dem Laien und oberflächlichen Beobachter, der die schwächlichen, wenig zahlreichen Blätter im Moose übersah, scheinen sie plötz-



Fig. 103. *Luzula pilosa.*

1 Nicht blühender Sproß, 1 : 1. 2 u. 3 Junger und älterer Blütenstand, 1 : 1. 4 Schema des Blütenstandes. 5 Blüte im weiblichen, 6 im zwittrigen Zustande, vergr. (1 Orig., 2, 3, 5, 6 nach Reichenbach, 4 nach Buchenau.)

lich in großer Zahl angeflogen. Die einzelnen Sprosse beginnen meist mit 3—5 Niederblättern; diesen folgen die Laubblätter, die zu einer grundständigen Rosette zusammengedrängt sind. Damit ist die Entwickelung des ersten Jahres vollendet, im Innern der Rosette ist eine dicke Winterknospe eingeschlossen und so überwintert der Sproß (Fig. 103, 1), um sofort im Frühjahr die oben beschriebene Blatt- und Blütenstengelbildung zu beginnen. Nach der Fruchtbildung stirbt der Stengel ab. Aus der Achsel der Niederblätter oder der unteren Laubblätter geht zu gleicher Zeit die Verzweigung, die Bildung neuer Sprosse mit Laubblättern, selten vor sich, meist entspringen an jedem Sprosse 1—4 Seitensprosse. Der oberste dieser Seitensprosse sitzt, wenn nicht in der oben beschriebenen Form eine Einschüttung erfolgt ist, ganz kurz in der Laubblattachsel, er beginnt nur mit einem oder wenigen Niederblättern, denen sofort die Laubblätter folgen. Je tiefer die Seitensprosse am vorjährigen Sprosse entspringen, ein desto längerer Achsenteil findet sich naturgemäß in der Erde, und die Laubblattrosette erscheint durch ein mit mehreren Niederblättern besetztes Grundachsenstück gestielt. Am Rande größerer Rasen kann die Verlängerung dieses Grundachsenstückes ausläuferartig werden. Der unterste Seitensproß entsteht mitunter sehr zeitig und geht ohne erst eine Laubblattrosette auszugliedern, gleich im ersten Jahre gleichzeitig mit dem Muttersproß in einen Blütenstand über.

Die Stengel stehen an schwächeren Pflanzen meist steif aufrecht, an größeren Rasen stehen die am Rande schräg aufrecht ab. Meist verlängern sie sich nach und während der Reifezeit noch erheblich und ihre Länge beträgt dann meist 1,5—3 dm. Die Blätter besitzen eine an der Mündung meist schwach bewimperte Scheide, die an den unteren kurz ist und an den überwinternden oft völlig aufreißt; die Farbe dieser letzteren ist trüb purpurn bis violett. Die Blattspreite erreicht eine Länge bis zu 2 dm und eine Breite von 5—10 mm, ist also sehr breit. An feuchten üppigen Orten verlängert sich die Blattspreite mitunter bis zur Länge des Stengels. Besonders im Frühjahr erscheint der Blattrand mit zierlichen langen weißen Haaren besetzt, die im Sommer sich etwas bräunen und z. T. abfallen, so das die Spreite fast kahl wird. Öfter sind die Blätter unterseits rot überlaufen. Die stengelständigen sind schmäler und meist nur 2—3 cm lang. Über den anatomischen Bau des Blattes und der Spaltöffnungen s. oben S. 189, Fig. 94, über den der Blattspitze S. 190, Fig. 97.

Der aufrechte Blütenstand (Fig. 103, 2—4) ist fast stets zusammengesetzt, an kleinen Pflanzen, an offenen Orten erscheint er einfach doldenartig. Seine Äste und Zweige sind zur Blütezeit anfangs mehr oder weniger dicht gebüschelt, später verlängern sie sich stark und werden sehr zierlich; sie stehen dann nach allen Richtungen ab, z. T. sind sie aufrecht, z. T zurückgeschlagen. Hüllblätter sind 1 oder 2 vorhanden, die aufrecht stehen und vielmal kürzer als der Blütenstand sind. Die Hauptachse des Blütenstandes, also die Spitze des Stengels, endigt oft in einem Busche steriler Hochblätter, ohne daß eine Endblüte, wie bei den vorhergehenden Arten, zur Ausbildung kommt. An der Hauptachse stehen meist 8—10 Seitenzweige erster Ordnung, die unteren spiralig, die oberen zweizeilig; nicht selten aber findet auch eine Drehung der Achse statt, wodurch die Stellung der Zweige verschoben wird. Nach Ausbildung einiger Zweige zweiter Ordnung findet eine weitere Verzweigung gewöhnlich nicht statt; die Seitenzweige erster und zweiter Ordnung tragen gleich die Blüten. Die oberen Zweige werden durch die unteren übergipfelt, doch sind die längeren Zweige sehr oft geschlängelt und durch das erwähnte Zurückschlagen von einer Reihe von Zweigen nach unten werden diese Verhältnisse einigermaßen undeutlich. Besonders die oberen Zweige sind in der Fruchtreife oft zurückgebrochen. Die Blüten entwickeln sich an den Zweigen in wechselnder Zahl und stehen einzeln oder selten zu 2; ihre Stiele haben bei den letzten Seitenblüten wie die vorigen Arten

außer dem adossierten Vorblatt noch deren zwei. Diese sind breit eiförmig, häutig, ganzrandig, zerschlitzt oder gewimpert und erreichen nur etwa $^1/_3$ der Blütenlänge (7, S. 420). Die wenigblütige Form ist var. *simplex* Sonder.

Die Blüten sind bis zu 4 mm lang und erscheinen meist im April und Mai, hie und da schon im März oder auch erst im Juni; auch eine zweite Blütezeit im Herbst ist mitunter beobachtet worden. Die Perigonblätter sind lanzettlich, zugespitzt, von kastanienbrauner, selten bleicherer Farbe und mit breitem Hautrande versehen; die inneren etwas länger. Die Blüten sind ausgezeichnet protogynisch; wenn die Stengel noch kaum $^1/_3$ ihrer späteren Länge erreicht haben (Fig. 103, 2), strecken sich auf dem verlängerten Griffel, der etwa die Länge des Fruchtknotens erreicht, die ersten langen, aufrechten, grünlichweißen Narben zwischen den Spitzen der Perigonblätter hervor und entfalten ihre langen, glashellen Papillen. Meist bleibt der Grund der Narben zwischen den Perigonblättern verborgen. Dieser weibliche Zustand (Fig. 103, 2 u. 5), während dessen die Blüten alle aufrecht stehen, dauert mehrere, bis zu 7 Tagen. Während dieser Zeit welken und trocknen meist die oberen Narbenhälften, nicht selten auch die ganze Narbe, ehe das Perigon sich öffnet, so daß bei diesen Blüten jede Selbstbestäubung ausgeschlossen ist. Das Öffnen der Blüten (Fig. 103, 6) erfolgt morgens durch Turgescenz der Basalteile der Staubfäden und der Innenseite der Perigonblätter. Wenige Stunden später springen auch die Staubbeutel auf. Der Pollen fällt auf die Narben tieferstehender Blüten oder wird fortgetragen. Ich beobachtete an warmen Tagen zahlreiche kleine Fliegen an den Blüten. Wo die unteren Narbenteile noch frisch sind, kann auch Autogamie vorkommen. Der Öffnungswinkel der sternförmig ausgebreiteten Perigonblätter beträgt bis zu 180°; schon am Nachmittage oder Abend schließen sie wieder zusammen.

Die Frucht ist eine große Kapsel, die aus fast kugeligem Grunde verschmälert ist, an der Spitze ist sie stumpf mit aufgesetzter Stachelspitze, durch ihre gelblichgrün glänzende Oberhaut wird sie, da sie deutlich länger ist als die Perigonblätter, sehr auffällig. Die sehr großen Samen sind bis über 3 mm lang und hell kastanienbraun; ihr großes Anhängsel ist dem in Fig. 102, 4 abgebildeten ähnlich.

Von Bastarden aus dieser Gruppe ist *L. Forsteri* × *pilosa* (*L. Borreri* Bromfield) als einziger bekannt geworden, und zwar bisher nur aus England; seine Blüten sind stets unfruchtbar. Auch mit Arten anderer Gruppen ist gleichfalls nur ein Bastard bekannt; Buchenau beobachtete in der Schweiz die gleichfalls völlig sterile Kreuzung der *L. pilosa* mit *L. silvatica*.

Durch *Ustilago* deformierte Blüten (vgl. S. 191) wurden von Döll als var. *prolifera* beschrieben[1]).

2. Untergattung. *Anthelaea* Griseb.

Aus dieser Untergattung wachsen 6 Arten im Gebiete; 2 von ihnen, *L. glabrata* und *L. spadicea* sind durch einen spirrenartigen Blütenstand ausgezeichnet, an dem die Blüten meist einzeln stehen; erstere hat breit-linealische, fast kahle Blätter, letztere schmal-linealische behaarte. Bei den übrigen Arten erscheinen die Blüten stets gruppenweise genährt. Unter ihnen ist *L. nivea* außer durch die weißen Blüten durch die Perigonblätter, die länger sind als die Kapseln, kenntlich, während sie sonst höchstens die Länge derselben erreichen. *L. lutea* hat gelbe Perigonblätter und fast kahle Laubblätter, *L. nemorosa* und *L. silvatica* haben deutlich gewimperte. *L. nemorosa* hat Perigonblätter, die keinen grünen Mittelstreifen aufweisen, der bei *L. silvatica* sehr deutlich ist.

[1]) Lange in Botanisk Tidsskrift, Bd. 3, 1869. S. 80.



Fig. 104. *Luzula lutea.*
1 Habitusbild, 1:1. 2 Blüte, vergr.
3 Frucht, vergr. (Nach Reichenbach.)

33. Luzula lutea Lam u. DC. Gelbe Hainbinse.

Eine ziemlich wenig verbreitete Art, die auf Weiden und Triften, im Gerölle und in Felsspalten nur im Hochgebirge vorkommt; sie bevorzugt ganz allgemein kalkarmes Substrat und wächst bei uns nur in der westlichen Hälfte der Alpen, östlich bis Tirol und das angrenzende Venetien. Im Wallis beginnt sie bei einer Höhe von etwa 1800 m und ist bis über 3000 m beobachtet, in Tirol zwischen 1580 und 2800 m. Außerhalb des Gebietes ist die Art in den französischen Alpen, den Pyrenäen und in den nördlichen Apenninen heimisch.

Aus der kriechenden Grundachse (Fig. 104, 1) entspringen abstehende, bogig aufsteigende Sprosse, seltener auch bis zu 8 cm verlängerte Ausläufer; letztere besonders wenn die Pflanze im Geröll wächst. Dadurch wird der Wuchs der deutlich graugrünen Pflanze locker-rasenförmig. Die aufsteigenden oder auch aufrechten, meist 1 bis 2, seltener bis zu 3 dm hohen Stengel sind stielrund und an ihrer ganzen Oberfläche glatt; auffällig dünn und zierlich werden sie an hochalpinen Orten.

Die Blätter haben, soweit sie grundständig sind, eine meist graubraun bis braunrot gefärbte Scheide, die an der Mündung meist anfangs einige Wimpern trägt. Die Blattspreite ist ziemlich kurz, meist 4 bis 8 cm lang, oben etwas plötzlich zugespitzt und am Rande kahl oder anfangs schwach bewimpert. Unterseits sind zahlreiche Nerven sichtbar.

Der Blütenstand, der namentlich in der Jugend und bei hochalpinen Formen nickt, zeigt eine doldenrispige Verzweigung und erscheint mehr oder weniger zusammengesetzt (Fig. 104, 1). Das Hüllblatt ist sehr kurz und hat eine nur kurze laubartige Spitze; meist ist es braun oder rot gefärbt. Seitenzweige erster Ordnung entstehen meist nur in geringer Zahl; sie stehen nahezu rechtwinklig von ihrer Ursprungsachse ab und sind ziemlich dünn und verlängert. An den Zweigen höherer Ordnung sind die

Stengelglieder kurz, ja an den letzteren sogar völlig gestaucht. Dadurch werden die Blüten sehr genähert und rücken zu fast köpfchenartigen Gruppen, ähnlich denen von *L. campestris*, bei dem aber der morphologische Aufbau ein ganz anderer ist, zusammen. Die Seitenblüten haben neben dem adossierten Vorblatt noch 2 weitere; diese sind häutig, von breiteiförmiger Gestalt, an der Spitze meist gezähnelt, vielmal kürzer als die Blüten (7, S. 421).

Die Blüten, die sich im Juli und August entwickeln, sind durch die bei dieser Gattung ungewöhnliche gelbe Farbe sehr auffällig, 2.5 bis 3 mm lang (Fig. 104,2). Ihre eiförmig-lanzettlichen bis lanzettlichen spitzen oder stumpflichen Perigonblätter sind meist mehr oder weniger deutlich stachelspitzig; die äußeren meist etwas kürzer und am Grunde rot überlaufen. Die Blüten entwickeln sich kontinuierlich nach einander, ohne Pulse. Nach Buchenau (22, S. 403), treten bei den wildwachsenden Exemplaren zunächst die Narben oben zwischen den Perigonblättern heraus, so daß durch den Griffel, der länger als der Fruchtknoten ist, die aufrechten, blaß-grünlichen mit kurzen, sammetartigen Papillen besetzten Narben herausgehoben werden; nur der Grund der Narben blieb zwischen den Perigonblättern. Dieser Zustand dauerte 1 bis 2 Tage. Bei kultivierten sah er die Narben nur wenig hervorragen. Auch H. Müller (**145**, S. 38) fand die Narben zur Zeit des Öffnens der Blüte noch nicht völlig entwickelt; erst wenn die Perigonblätter spreizten, waren die Narben empfängnisfähig, so daß er die Protogynie hier, entgegen Buchenau, als kaum noch schwach angedeutet bezeichnet. Das Perigon breitet sich beim Öffnen der Blüte sternförmig aus, das Schwellgewebe ist nicht so stark entwickelt wie bei *L. nivea*. Müller sah kurz nach dem Öffnen des Perigons die Antheren, die so lang oder länger als die Staubfäden sind, sich öffnen, so daß die Möglichkeit der Autogamie gegeben ist. Buchenau fand Blüten, die auch nach dem Öffnen längere Zeit, mehrere Stunden, bisweilen sogar einen ganzen Tag lang weiblich blieben; erst nach dieser Zeit sprangen die Staubbeutel einzeln auf. Der Zwitterzustand dauert 2 bis 3, ja selbst 4 Tage. Neben der Autogamie kann auch sehr leicht Geitonogamie eintreten. Der Pollen ist glatt und liegt lose, so daß er bei Erschütterungen in Wölkchen umherstäubt oder auch zu den tiefer stehenden Blüten herabrieselt. Bei dem dichten Stand der Blüten ist es nicht auffällig, daß sich manchmal Narben und Antheren der Nachbarblüten direkt berühren. Die Pflanze ist also im wesentlichen windblütig, zeigt aber Annäherung an Insektenblütigkeit, da Müller als Besucher *1 Bombus*, *1 Syrphide* und *1 Lepidoptere* notierte. Später schließt sich das Perigon nicht wieder vollständig, die Narben sind nach diesen 3 bis 4 Tagen wohl nicht mehr konzeptionsfähig, während die Antheren öfters noch Pollen enthalten, so daß die Blüten dann also noch als männliche fungieren können.

Die Frucht (Fig. 104, 3) stellt eine fast kugelig dreiseitige, stachelspitzige Kapsel von glänzend kastanienbrauner Farbe dar, die so lang oder wenig länger als die Perigonblätter wird. Die Samen sind nur etwa 1.5 mm lang.

34. Luzula silvatica Gaud. Grosse Hainbinse.

Diese auch unter dem Namen *L. maxima* Lam. u. DC. sehr bekannte Art gehört zu den ansehnlichsten der Gattung und ist eine Zierde besonders der Bergwälder. In humosen Laub- und Nadelwäldern, namentlich unter Buchen und Fichten tritt sie gewöhnlich gesellig auf, oft größere Stellen mehr oder weniger dicht bedeckend; ebenso sieht man sie öfter in alten schattigen Gärten und Parks. Sie liebt meist kalkarmen Boden. Im ganzen Alpengebiete, wie im süd- und mitteldeutschen Bergland ist sie bald zerstreut, bald häufig. Im norddeutschen Flachlande ist *L. silvatica* selten und reicht im Nordosten nur

bis zum westlichen Westpreußen. In der immergrünen Region des Mittelmeergebietes fehlt sie ganz. In den Alpen wurde die Art im Wallis bis fast 2300 m, in Tirol bis 2150 m beobachtet. Außerhalb des Gebietes ist die Verbreitung eine recht sonderbare; im westlichen Europa ist sie südwärts bis zur iberischen Halbinsel, nördlich bis zu den Faer-Öer und in Norwegen heimisch, im östlichen Europa fehlt sie schon in Schweden und ist selbst für die russischen Ostseeprovinzen sehr zweifelhaft, dafür stößt sie aber im Süden weiter nach Osten, sie wächst in Italien. Sizilien, auf der nördlichen Balkanhalbinsel und in Transkaukasien. Außerdem ist sie noch in Java beobachtet und in Südamerika angegeben, dort ist sie vielleicht eingeschleppt und sehr zweifelhaft.

Die Grundachse ist wie bei der Mehrzahl der waldbewohnenden Arten aufsteigend und treibt kurze, ober- oder auch unterirdisch gleichfalls wieder aufsteigende Seitensprosse, selten, bei stärkerer Verschüttung oder an großen, kräftigen Rasen etwas verlängerte Ausläufer. Im morphologischen Aufbau stimmt sie im wesentlichen mit *L. pilosa* überein, nur daß natürlich schon die Grundachse in allen Teilen kräftiger ist. Die junge Pflanze entwickelt eine Blattrosette, die sich bis zum Herbste kräftigt (Fig. 105, 1); die Seitenknospen bleiben ruhend oder werden nur zu kurzen Trieben ohne Blattrosetten, solche kommen aus der wintergrünen Pflanze erst im Frühjahr zur Entwickelung. Sämtliche Seitensprosse erzeugen im ersten Jahre fast stets nur eine Laubblattrosette, die im nächsten Jahre in den Blütenstengel auswächst. Dabei verlängert sich die betreffende Grundachsengeneration bis auf etwa 4 cm und trägt seitlich wieder neue Triebe, von denen meist der mittlere der kräftigste ist; dieser blüht bereits im zweiten Jahre, während die schwachen Triebe erst im dritten zur Blüte gelangen (154, S. 397). — Den anatomischen Bau der aus den Grundachsen entspringenden Wurzeln s. S. 187, Fig. 91. Die Grundachse selbst stimmt in den anatomischen Verhältnissen im wesentlichen mit anderen Arten, besonders *L. campestris*, überein. Ihre mechanischen Elemente sind ziemlich stark entwickelt und selbst in der Rinde finden sich einige Gefäßbündel. Die 1 bis 2 äußersten Lagen der Rindenzellen sind verkorkt.

Der Stengel, der meist ziemlich starr aufrecht steht, erreicht meist eine Höhe von 3 bis 7 dm; wie in den nördlichsten Verbreitungsgebieten, so kommen aber auch in den höheren Lagen der deutschen Mittelgebirge u. s. w. kleine, sehr zierliche Zwergformen vor, die nur etwa 2 bis kaum 3 dm Höhe erreichen (var. *gracilis* [Rostrup]). Am Grunde ist der Stengel meist ziemlich dick, bis zu 3 mm, nur bei einigen, z. B. der Rasse der Westalpen, bleibt er dünn.

Die Blätter sind, wie S. 190 schon bemerkt wurde, in der Jugend zu einem Hohlzylinder zusammengerollt und entwickeln sich nachher dütenartig. Dadurch erhalten die Blattrosetten eine eigenartige Tracht, die etwas entfernt an *Aloë* oder schmalblättrige *Bromeliaceen* erinnert. Die Breite der Blätter, die die meisten Formen sehr auffällig macht, schwankt recht stark; beim Typus sind sie meist 8 bis 11 cm breit, hie und da erreichen sie bis fast 2 cm Breite. Viel schmalblättriger, mit meist nur 3 bis 4 mm breiten Blättern, ist die in den Westalpen östlich bis Tirol und Salzburg heimische Rasse *Sieberi* (Tausch), zu der vielleicht auch Formen der westdeutschen Gebirge u. a. gehören. Auf der an den unteren Blättern kurzen, meist braun bis graubraun gefärbten Scheide sitzt die bis zu 3 dm lange Spreite, die mit Ausnahme der Spitze meist einen Winter überdauert; bei arktischen Pflanzen und solchen höherer Lagen ist sie oft viel kürzer, oft nur wenige Zentimeter lang. Die Bewimperung der Blätter (vgl. S. 190, Fig. 95) ist sehr verschieden dicht und ändert mit dem Standorte stark ab. Die stengelständigen Blätter sind sehr abweichend von den Grundblättern gestaltet, ihre mit büschelig bewimperter Mündung versehene Scheide trägt eine kurze, nur wenige Zentimeter, selten bis



Fig. 105. *Luzula silvatica.*
1 Nicht blühender Sproß, 1:1. 2 Blütenstand, 1:1. 3 Frucht vergr. (1 Orig., 2 u. 3 nach Reichenbach.)

1 dm lange Spreite, die nicht aufrecht steht und selten eine Breite von über 5 mm erreicht. — Eine buntblätterige Form (var. *picta* Zapalowicz) ist in den Karpaten gefunden worden.

Die Blütenstände (Fig. 105, 2) sind endständig, groß und aufrecht, meist spirrenartig ausgebreitet; am Grunde werden sie von einem oder 2 Hüllblättern gestützt, die aufrecht und viel kürzer als der Blütenstand sind. Die Verzweigung ist der von *L. nemorosa* (vgl. Fig. 106, 2) ähnlich, aber meist viel reicher, so daß die Seitenblüten der untersten Äste Achsen fünfter Ordnung darstellen. Die Seitenäste sind verlängert, dünn, aufrecht oder abstehend; die oberen sind oft gekrümmt oder zurückgeschlagen. Meist stehen die Blüten zu 3 bis 5 gruppenweise bei einander, nur selten einzeln. Es kommt dies dadurch zustande, daß auch bei den letzten Auszweigungen die zweiten Stengelglieder gestreckt sind, woraus sich ein sehr fremdartiges Aussehen ergibt (7, S. 421). Die Vorblätter der Blüten sind breit-eiförmig, spitz, an der Spitze oft zerschlitzt, viel kürzer als die Blüten.

Die Blüten sind etwa 3 mm lang und entwickeln sich meist von April bis Juni, einzeln auch noch im Herbst (September). Die inneren Perigonblätter sind deutlich länger, länglich, stumpflich mit aufgesetzter Stachelspitze, die äußeren lanzettlich, stachelspitzig. Ihre Farbe ist bei den typischen Formen braun bis rotbraun mit grünem Mittelstreifen und weißem Hautrande. Es finden sich aber hie und da Abänderungen; so sind sie bei der bisher nur in Kroatien beobachteten Rasse *croatica* R. Beyer schwarzbraun, bei der var. *pulchra* A. u. G. schön dunkel kastanienbraun. Aber auch hellere Formen kommen vor, so eine var. *pallida* A. u. G. mit bleichen und eine var. *alba* Parl. mit weißen Perigonblättern; letztere ist vielleicht hybriden Ursprungs und darf nicht verwechselt werden mit ähnlich wie bei vielen Grasrispen (*Briza* etc.) öfter vor völliger Entwickelung krankhaft bleichenden Blütenständen. — Die Pflanze ist ausgeprägt protogynisch und blüht kontinuierlich. Die Narben werden auf dem verlängerten Griffel, der länger als der Fruchtknoten ist, hervorgehoben und schieben sich oben zwischen den geschlossenen Perigonblättern heraus, so daß der größte Teil der langen aufrechten blaßgrünen Narben mit den kurzen glashellen Papillen hervorragt. Dieses weibliche Stadium dauert 1 bis 2 Tage. Am nächsten Vormittag breitet sich das Perigon sternförmig aus und bald darauf springen die Antheren, die 3 bis 4 mal länger als die Staubfäden sind, auf. Am frühen Nachmittage schon schließen sich die Blüten meist wieder, mitunter bleiben sie aber noch um 24 Stunden länger geöffnet. Die Narben welken bei dieser Art während des Zwitterstadiums nicht oder doch nur in ihren oberen Teilen, so daß nach dem Schließen des Perigons anscheinend noch ein zweites weibliches Stadium folgt (22, S. 409).

Die Kapsel (Fig. 105, 3) ist meist etwa so lang wie die inneren Perigonblätter, ändert aber auch in der Größe ab; so ist sie bei der erwähnten Rasse *croatica* nur etwa ³/₄ so lang. Sie ist dreiseitig und aus keilförmigem Grunde fast kugelig, an der Spitze geschnäbelt-stachelspitzig. Durch ihre kastanienbraune, glänzende Farbe wird sie auffällig. Der Same ist etwa 1,5 mm lang, kastanienbraun, etwas glänzend.

35. Luzula nemorosa E. Mey. Schmalblättrige Hainbinse. 36. L. nivea Lam. u. DC. Schneeweiße H.

Beide Arten sind nahe miteinander verwandt und mit ihnen noch die in der Nähe des Gebietes in den Cottischen und Seealpen vorkommende *L. pedemontana* Boiss. u. Reut.

L. nemorosa wird oft *L. angustifolia* (Wulf.) Wender., aber wohl noch häufiger *L. albida* (Hoffm.) Lam. u. DC. genannt. Abweichend von der vorigen Art wächst sie vorzugsweise in trockneren Wäldern, sowohl in Laub- als in Nadelwäldern, aber an lichteren Stellen. Wie auch andere Arten der Gattung bevorzugt sie kalkarme Substrate, oft ist sie sogar in ziemlich losem Sandboden zu finden. Im Alpengebiete, wie im mitteldeutschen Berglande ist sie meist häufig, fehlt aber auch hie und da; im äußersten Westen der Alpen fehlt sie auch und wird durch die genannte *L. pedemontana* ersetzt. Im norddeutschen Flachland hat die Art seit 1850 ihr Wohngebiet ständig vergrößert. Zunächst wurde sie wohl mit fremden Grassamen u. ä. in Parks und Wälder verschleppt, dann aber hat sie sich selbständig zum Teil in völlig natürliche Formationen hinein weiter verbreitet und zeigt die Tendenz zur weiteren Vergrößerung ihrer Verbreitungsgrenzen. Diese Verschiebung macht es recht schwierig, die ursprüngliche Grenze festzustellen; Ascherson und ich nehmen sie (3, S. 502) in dem die mittlere Elbe im Osten begleitenden Höhenzuge des Hohen Flämings und in der Berglandschaft östlich von Elbing an. Ihre Höhengrenzen liegen im Wallis auf etwa 1800, in Tirol auf 2200 m. Außerhalb des Gebietes ist eine ähnliche Einbürgerung wie in Norddeutschland in Dänemark, Schweden, Finnland und Livland beobachtet wurden; wild wächst die Art in Frankreich, Nord-Italien, in der nördlichen Balkanhalbinsel, in Littauen und Podolien.

Die Grundachse kriecht, je nach der Bodenbeschaffenheit, länger oder kürzer. Meist sind die einzelnen Grundachsenglieder nur kurz (Fig. 106, 1), richten sich dann zur Erzeugung einer Blattrosette in die Höhe, so daß die ganze Pflanze einen lockeren Rasen bildet, hie und da tritt aber auch eine Verlängerung bis zu 4 cm ein; namentlich an sehr schattigen, lockeren Waldstellen kann man dies beobachten. Der Stengel ist aufrecht oder steigt schräg auf, meist 3 bis 7,5 dm; stets ist er ziemlich dünn, öfter



Fig. 106. *Luzula nemorosa.*
1 Habitusbild einer kleinen Pflanze, 1 : 1. 2 Schema des Blütenstandes 3 Zwei Perigon- und Staubblätter, vergr. 4 Vorblatt der Blüte, vergr. 5 Frucht, vergr. 6 Samen vergr. (1, 4, 5, 6 nach Reichenbach, 2, 3 nach Buchenau.)

im Schatten sehr schlaff, so daß die Formen zusammen mit der verlängerten, ausläufertreibenden Grundachse ein sehr eigenartiges Aussehen erhalten (var. *hylogiton* A. u. G.).

Die Blätter sind anfangs grasgrün, später werden sie dunkler; die grundständigen haben eine braune bis schwarzbraune Scheide. Die Spreite erreicht meist nur eine Breite von 3—4, selten bis 5 mm, ihre Ränder laufen ziemlich streng parallel und nähern sich dann an der Spitze allmählich. Sowohl an den grundständigen als an den stengelständigen wird sie bis zu 2 dm lang. Die Bewimperung des Blattrandes ist meist sehr reichlich und bleibt auch bis zum Herbste erhalten. Die zahlreichen langen weißen Haare geben der ganzen Pflanze eine weißliche Farbe. Je dichter der Schatten ist, desto mehr verlängert werden die Haare, so daß sie oft fast spinnwebig erscheinen. An sonnigen Orten tritt oft frühzeitig eine Verfärbung, eine Bräunung eines Teiles der Blätter ein. Sonst aber zeigen gerade die Blätter dieser Pflanze eine große Anpassungsfähigkeit. Wenn zahlreiche Exemplare in einer lichten Schonung z. B. aufgewachsen sind, so sterben sie, wenn der Bestand sich schließt und aufwächst, im dichten Schatten nicht ab, sondern nehmen meist wenig oder nicht blühend die charakteristische Schattentracht an, die Blätter werden ganz flach und schlaff. Selbst im dicken Moose der Kiefernwälder erhalten sie sich in einzeln stehenden armblättrigen Rosetten, die aber sofort sich wieder kräftigen, wenn Licht wieder einfällt.

Der Blütenstand (Fig. 106, 1 u. 2) ist fast stets aufrecht oder nickt meist nur schwach, er wird nur von einem einzelnen Hüllblatte gestützt, welches verlängert ist und den Blütenstand oft überragt. Meist ist der Blütenstand sehr zusammengesetzt und zwar doldenrispig oder etwas rispig. Der unterste der zierlichen, mehr oder weniger aufrechten, selten abstehenden Äste (var. *laxa* A. u. G.; ähnlich auch bei der erwähnten var. *hylogiton*) steht bei kräftigen Pflanzen öfter in der Achsel eines stengelständigen Laubblattes. Die unteren Hochblätter im Blütenstande sind meist noch krautig, erst die oberen werden häutig. Buchenau fand bis zu 9 Zweige, deren unterste sich bis zu Zweigen dritter Ordnung verästelten, so daß also die an ihnen seitenständigen Blüten Achsen vierter Ordnung sind. Darüber hinaus scheint die Verzweigung nur selten fortzuschreiten. Die Seitenblüten haben nur 3, doch wohl auch 4 Hochblätter, die Vorblätter unter diesen sind breit-eiförmig, spitz oder zugespitzt, an der Spitze oft zerschlitzt, ihre Länge beträgt nicht die Hälfte der der Blüten (Fig. 106, 4).

Die Blüten sind klein, meist nur 2,5 mm lang. Es gibt aber auch Formen mit größeren bis zu 4 mm langen Blüten (Rasse *macrantha* [Beck] in Niederösterreich bis Bosnien) und solche mit kleinen noch nicht 2 mm langen (Rasse *parviflora* Döll, die im mittleren Europa zerstreut ist). Die Perigonblätter (Fig. 106, 3), von denen die äußeren etwa um 1/5 kürzer sind, sind meist weiß oder schmutzig-weiß (die typische Rasse *leucanthema* [Wallr.]), seltener sind sie gefärbt und zwar meist lebhaft rotbraun bis kupferrot: Rasse *cuprina* (Rochel). Diese meist gebirgsbewohnende Rasse, die mit zahlreichen Namen belegt ist, ist biologisch einigermaßen interessant, weil neben ihr, die völlig konstant in ihren Merkmalen auch in den Gärten der Ebene bleibt, andere rotblühende Pflanzen vorkommen, die nur eine Standortsabänderung darstellen und in der Kultur sofort in den Typus zurückschlagen. Ja es findet sich nicht selten, daß die gefärbten Blüten sich an der Sonnenseite einer Pflanze mit sonst bleichem Perigon ausbilden oder an Teilen eines Rasens, der etwa von Tieren unterhöhlt wurde und daher trockener steht als der übrige Teil (3, S. 503). — Den Verlauf des Blühens schildert Buchenau (7, S. 404) so, daß die Blüten ausgeprägt protogyn sind, auch bei der Rasse *rubella*, eine Beobachtung, die auch mit meinen übeinstimmt. Das weibliche Stadium, während dessen die weißen Narben ziemlich kurz sind, korkzieherartig gewunden und

aufrecht aus der Spitze des Perigons hervorragen und ihre weißen, sammetartigen Papillen entwickelt haben, dauert 1—2 Tage, ja scheint selbst 3 Tage dauern zu können. Am nächstfolgenden Morgen öffnet sich etwa um 7 Uhr die Blüte, in 1 oder 2 Stunden ist das Perigon sternförmig ausgebreitet. Am ersten Tage springen die Antheren, die etwa halb so lang als ihre Fäden sind, meist nur einzeln auf. Am Vormittag des zweiten Tages befindet sich die Blüte auf der Höhe der Entwickelung. Alle Antheren sind geöffnet und der Pollen stäubt bei Erschütterung in kleinen Wölkchen aus. Die Narben sind zu dieser Zeit noch frisch. Am Abende, nachdem die Staubbeutel entleert sind, beginnen die Perigonblätter sich zu erheben und am Morgen des folgenden Tages sind auch die Narbenpapillen verschrumpft. Eine ganz andere Darstellung des Blühverlaufes gibt Schulz (**169**, 1. Bd., S. 102), der der Art nur eine schwache Protogynie zuschreibt. Nach ihm öffnen sich die Blüten sehr bald, nachdem sich die kurzen Narben ein wenig aus ihnen gestreckt haben. Die Antheren verstäuben kürzere oder längere Zeit nach dem Aufblühen, und da in vielen Fällen das Perigon sich nicht weit öffnen soll, und die Staubbeutel nicht aus dem Perigon hervorragen, so könne der Pollen nur durch stärkeren Wind aus den Blüten entführt werden. Der Form *rubella* (d. i. Rasse *cuprina*) im Riesengebirge schreibt er sogar völlig homogame Blüten zu, deren Narben erst beim Aufblühen entwickelt wären und deren Antheren sofort nach demselben stäubten. Es macht den Eindruck, als wenn Schulz bei seinen Beobachtungen irgendwie krankhafte Pflanzen vor sich gehabt hätte.

Die Kapsel (Fig. 106, 5) ist zur Reifezeit dreiseitig-eiförmig, zugespitzt und hat etwa die Länge der Perigonblätter erreicht, sie ist von glänzend kastanienbrauner Farbe. — Die Samen (Fig. 106, 6) sind klein, nur etwas über 1 mm lang, gleichfalls glänzend kastanienbraun. An der Spitze tragen sie ein sehr kleines Anhängsel.

L. nivea verhält sich namentlich im morphologischen Aufbau der vorigen Art recht ähnlich, ihr Verbreitungsgebiet ist indessen sehr wesentlich verschieden. Sie wächst meist an buschigen Abhängen und an Waldrändern, aber auch in Wäldern selbst, sowohl in Laub- als in Nadelwäldern ist sie oft häufig. In der ganzen Alpenkette ist die Art, besonders in der subalpinen Region verbreitet, in den Bergen von Wallis ist sie bis etwa 2000 m beobachtet, fast ebenso hoch steigt sie auch in Tirol. Nach Osten zu ist sie in den Alpen bis zum westlichen Kärnten und bis Görz bekannt, die Angabe in Kroatien hat keine Bestätigung erhalten. Einmal wurde *L. nivea* auch an der Samländischen Küste beim Seebade Rauschen in Ostpreußen gefunden. Außerhalb der Alpen bewohnt sie noch die Gebirge Zentral-Frankreichs, die Pyrenäen und die höheren Gebirge der Iberischen und Italienischen Halbinsel.

Die Grundachse kriecht meist im lockeren humosen oder im mit Gesteinschutt gemischten Boden; je nach der Festigkeit des Substrates sind die Ausläufer kurz, oder erreichen an ganz lockeren Stellen bis über 1 dm Länge; die ganze Pflanze wird dadurch locker-rasenbildend. Der aufrechte oder an schattigen Orten aufsteigende bis schlaffe Stengel wird meist bis 5 oder 8 dm hoch, mitunter auch noch höher; er ist stielrund und glatt (Fig. 107, 1).

Die Blätter besitzen eine Scheide, die an den unteren gewöhnlich rotbraun gefärbt ist, an den oberen an der Mündung büschelig behaart erscheint. Die Spreite der unteren Blätter erreicht eine Länge von bis zu 3 dm und eine Breite von etwa 4 mm, die unteren sind fast stets flach ausgebreitet oder etwas rinnig, höchstens an der Spitze eingerollt; die oberen sind gleichfalls flach oder an offenen und etwas trockenen Stellen öfter ganz eingerollt, sie erscheinen alsdann fadenförmig. An besonders warmen und trockenen Orten (Südalpen etc.) sind öfter alle Blätter schmal und eingerollt (var. *angustata* A. u. G.)



Fig. 107. *Luzula nivea.*
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Blüte vergr. (Nach Reichenbach.)

In der Knospenlage sind die Blätter zu einem Zylinder zusammengerollt, wie auch an einigen anderen breitblätterigen Arten. Der Blattrand ist stets mehr oder weniger dicht gewimpert, an offnen und trockneren Standorten wird die Pflanze dadurch oft ganz weißzottig, während an schattigen und feuchten Stellen die grasgrüne Farbe der Blätter durch die dünne Behaarung lebhaft hindurchscheint. An der Blattspitze (Fig. 96 B) reichen die großen, wasserabscheidenden Spaltöffnungen (vgl. S. 189) über die Oberseite weit hinüber, so daß die Pflanze bezüglich der Wasserverhältnisse im Boden und der Luftfeuchtigkeit sich recht plastisch erweist: durch Einrollung der Blätter kann sie sich gut gegen Mangel, durch die wasserabscheidenden Zellen gegen Überschuß schützen.

Der Blütenstand (Fig. 107, 1), der oft von dem obersten Laubblatte und auch oft von dem einzelnen oder den 2 an seinem Grunde stehenden Hüllblättern überragt wird, ist endständig und aufrecht, meist dicht und reich zusammengesetzt; bei oberflächlicher Betrachtung erscheint er doldenartig. Im Aufbau schließt sich die Art nach Buchenau (7, S. 421) eng der vorigen an, der stärker zusammengezogene und in den einzelnen Gruppen reichblütigere Blütenstand bietet nur geringfügige Unterschiede. Die bis zu 4 vorhandenen Vorblätter der Blüten sind breit eiförmig, stumpf, mehrmals kürzer als die Blüten.

Die Blüten (Fig. 107, 2), von denen meist viele gedrängt erscheinen, sind groß,

meist bis 5,5 mm lang; selten sind kleinblütige Formen, deren Blüten nur 4—4,5 mm lang werden (var. *minuta* R. Beyer). Die Perigonblätter sind meist sehr ungleich, die äußeren sind kurz, lanzettlich, spitz. Beim Typus sind sie fast ganz weiß-häutig, nur in der Mitte etwas derber; selten sind die Blüten gefärbt, so bei der var. *livida* Desv. gelblich-grün, bei der var. *rubella* Bluff, Nees und Schauer bleich-purpurn. Bei der letzteren Abänderung beobachtete Schröter[1]), daß sie in der Kultur in den Typus zurückging. Die Staubbeutel sind ungeteilt und erreichen etwa die Länge ihrer Fäden, bei der var. *livida* waren sie schon vor der Blütezeit braun.

Zur Blütezeit, zumeist im Juni und Juli, vereinzelt aber an den meisten Standorten noch später, öffnen sich die Blüten kontinuierlich nacheinander; da die Blütendauer der Einzelblüte länger dauert, finden sich in den Blütenständen meist mehrere Blüten in verschiedenen Stadien gleichzeitig geöffnet. Der Blütensockel ist wenig entwickelt; das Schwellgewebe, von der Blütenachse und dem inneren Grunde der Perigonblätter gebildet, ist stark, die Zellen sind prall und glänzend vorgewölbt (23, S. 27). Zu Beginn der Blütezeit werden die Narben durch den langen Griffel, der etwa die doppelte Länge des Fruchtknotens aufweist, aus der sonst noch geschlossenen Blüte hervorgeschoben. Die Narben liegen um diese Zeit noch flach aneinander, sie sind nur halb so lang als der Griffel; hat dieser sich völlig gestreckt, so legen sich die weißen, mit kurzen sammetartigen Papillen besetzten, korkzieherförmig gewundenen Narben unter etwa 30° auseinander und sind damit empfängnisfähig. In diesem Zustande verharrt die Blüte etwa 1 Tag oder länger. Dann öffnet sie sich in einem Öffnungswinkel von ca. 150—180°, und ziemlich gleichzeitig springen auch die Antheren auf. Je nach der Witterung und Lage dauert dieses Zwitterstadium nun kürzere oder längere Zeit; bei warmem Wetter ist es nach 1—2, bei kühlem Wetter oft erst nach 3—4 Tagen beendigt. Die Narben vertrocknen nach dieser Zeit und falls die Antheren dann noch Pollen enthalten, kann noch ein männliches Stadium folgen. Autogamie ist bei dem geschilderten Verlauf der Blüteperiode möglich, aber nicht sehr wahrscheinlich, da die Narben zu weit von den Antheren entfernt sind; Geitonogamie ist häufiger. Die Pollenkörner können auch leicht auf der glatten Innenseite herabrollen und so auf die Narben tiefer stehender Blüten gelangen. Wahrscheinlich wird aber die Übertragung des Pollens durch Insekten besorgt, die durch die Farbe der Blüten angelockt werden und in den prallen Zellen des Schwellgewebes Nahrung suchen. Müller (145, S. 39) beobachtete ein Koleopter als Besucher. Nach dem Verblühen schließt sich die Blüte nicht wieder, sondern die Perigonblätter richten sich nur auf, sie verlieren während der Fruchtreife ihr schneeiges Weiß und werden trüb grau (22, S. 405).

Die Frucht stellt im Zustande der Reife eine dreiseitig-kugelige Kapsel dar, die länger oder kürzer stachelspitzig ist; sie wird nur etwa halb so lang als die Perigonblätter und färbt sich schließlich glänzend hellkastanienbraun. Der Same ist nur etwa 1,5 mm lang, kastanienbraun und trägt ein kleines Anhängsel an der Spitze.

Bastarde erzeugt die Art nur mit ihren nächsten Verwandten, in den Westalpen und in Tirol wurde die Kreuzung mit *L. nemorosa* beobachtet (*L. Favrati* Richter). Von *L. nemorosa* wurde auch eine Kreuzung mit *L. silvatica* durch H. Müller in Westfalen gefunden (*L. Hermanni Muelleri* A. u. G.).

37. Luzula glabrata Desv. Glatte Hainbinse. 38. L. spadicea Lam. u. DC. Braunblütige H.

Beide durch die Gestalt des Blütenstandes ausgezeichnete Arten (vgl. S. 199) sind nahe miteinander verwandt und bilden die Gesamtart *L. spadicea* (3, S. 509).

[1]) Vgl. Franzoni, Svizz. Ins. S. 355.



Fig. 108. *Luzula glabrata.*
Habitusbild, 1 : 1. (Nach Reichenbach.)

Der Verwandtschaftskreis, dem noch eine nordische Art angehört, ist nordisch-circumpolar-alpin.

L. glabrata (Fig. 108) wächst auf kalkreichem Substrat im Gerölle, in Felsritzen, dann auch auf Weiden und unter Gebüsch, jedoch meist an steinigen Orten nur in höheren Gebirgen. Bei uns findet sie sich außer auf dem Hohneck in den Hochvogesen nur in den Ostalpen von Nieder-Österreich, Steiermark und Krain, westlich bis nach Salzburg, Berchtesgaden und Tirol. Meist lebt sie zwischen etwa 1700 und 2400 m. Die Angaben in den Karpaten sind irrtümlich. In Europa hat die Art außerhalb des Gebiets nur eine geringe Verbreitung, sie ist nur noch in Katalonien, in Frankreich und in Bulgarien beobachtet worden, findet sich aber im nordwestlichen Nord-Amerika wieder.

Morphologisch bietet die Art nicht viele Besonderheiten dar; ihre Grundachse kriecht meist mit den Spitzen schräg aufsteigend im Boden und treibt meist bis 6 cm lange Ausläufer, wodurch sie lockere Rasen bildet. Die aufrechten oder neben Geröllstücken schräg aufsteigenden Stengel sind glatt, bei der typischen Rasse (*vera* Buchenau), wie sie meist bei uns vorkommt, sind sie ziemlich kräftig, bleiben aber niedrig und werden kaum über 3 dm hoch, bei der Rasse *Desvauxii* Buchenau, die bei uns annähernd nur an dem Vogesenstandort vorkommt, sonst in Zentral-Frankreich und auf den Pyrenäen wächst, ist der Stengel schlanker und zierlicher. wird dabei aber bis 6 dm hoch.

Die Blätter haben eine Scheide, die an den unteren braun bis rotbraun gefärbt ist, an den oberen ist ihre Mündung dünn und büschelig bewimpert; die Blattspreite verliert im Laufe des Sommers fast alle Haare, so daß sie zur Fruchtreife fast kahl erscheint. Sie ist beim Typus linealisch bis lanzettlich und wird bis 1 cm breit, bei der Rasse *Desvauxii* erreicht sie nur eine Breite von ca. 8 mm und wird dadurch linealisch. Die Blattspitze zeigt (Fig. 96 A) deutlich das Übergreifen der Blattunterseiten auf die Oberseiten.

Der Blütenstand wird durch 1 oder 2 Hüllblätter gestützt, die kürzen als der Blütenstand sind. Er ist meist reich zusammengesetzt und spirrenartig. Die Äste erscheinen meist dünn, da das zweite Stengelglied der Zweige höheren Grades oft sehr gestreckt bis fadendünn und geschlängelt ist; sind auch die der letzten die Seitenblüten tragenden Auszweigungen gestreckt, so stehen die Blüten einzeln. Sind diese letzteren aber verkürzt, so stehen 2—3 Blüten zusammen, und sind dann auch die andern Stengelglieder der Zweige kurz, so verändert sich das Aussehen des Blütenstandes so, daß man eine ganz verschiedene Pflanze vor sich zu haben glaubt (vgl. *L. spadicea* Fig. 109, 2). Eine Umknickung der Achsen, also auch Sympodienbildung, kommt nicht vor. Die Zahl der Seitenzweige erster Ordnung beträgt nicht selten bis 9 oder 10, mitunter aber auch nur 3 oder 4; in ähnlicher Weise schwankt auch die weitere Verästelung dieser Seitenzweige. An den letzten Seitenblüten fand Buchenau stets nur 3 Vorblätter; diese sind breit-eiförmig, bleich kastanienbraun und an der Spitze häutig, sie bleiben viel kürzer als die Blüten; oberwärts erscheinen sie zerschlitzt und gewimpert, aber in sehr verschiedenem Maße (7, S. 425).

Die Blüten sind meist 3 bis 3,5 cm lang, das kleinere Maß findet sich bei der Rasse *Desvauxii*: ihre lanzettlich zugespitzten, rotbraunen bis kastanienbraunen Perigonblätter sind meist etwa gleich lang oder die inneren übertreffen die äußeren etwas; erstere sind dabei heller und mehr durchscheinend. Die Staubfäden sind kurz, sie erreichen nur etwa $^1/_3$ der Länge der Antheren. Zur Blütezeit im Juni und Juli öffnen sich die einzelnen Blüten kontinuierlich nach einander. Durch die Streckung des Griffels, der etwa die Länge des Fruchtknotens erreicht, werden die langen aufrechten weißen Narben aus der Spitze des noch geschlossenen Perigons hervorgeschoben. Das weibliche Stadium dauert gewöhnlich 1 Tag, bei kühlerem Wetter aber auch 2 bis 3 Tage. Darauf öffnet sich Vormittags das Perigon auf einen Winkel von 120 bis 180°, und etwa 1 bis 2 Stunden später beginnt das Aufspringen der Antheren. Das Perigon bleibt meist nur etwa 24 Stunden geöffnet, dann schließt es sich wieder und zu gleicher Zeit verschrumpfen die Narben (22, S. 409).

Die Frucht stellt eine dreiseitig-kugelige, lang zugespitzte Kapsel dar, die etwa die Länge der Perigonblätter erreicht; sie wird zuletzt glänzend rötlich-gelb. Der Same ist etwa 1,3 mm lang, gleichfalls von glänzend rötlichgelber Farbe und trägt an der Spitze ein kleines Anhängsel.

L. spadicea unterscheidet sich im morphologischen Aufbau nicht wesentlich von der vorigen, mit der sie von manchen Schriftstellern als schmalblättrige Form vereinigt wird, eine Anschauung die durch die genannte Rasse *Desvauxii* der vorigen bestärkt wird, da diese ja in vielen Dingen eine Zwischenstellung einzunehmen scheint. In ihrem Vorkommen unterscheidet sich *L. spadicea* dadurch, daß sie gerade das kalkarme Substrat vorzieht, sonst sind die Standorte sehr ähnlich. Das Verbreitungsgebiet ist ein erheblich größeres, es erstreckt sich über den ganzen Zug der Alpen von Westen nach Osten, dann auch über die Hochvogesen und den Schwarzwald. Die Angaben in den Sudeten sind falsch. Auf den Alpen ist *L. spadicea* im Wallis zwischen 1700 und 3100 m, in Tirol von etwa 1300 bis über 2800 m beobachtet worden. Außerhalb des Gebietes findet sie sich in den Karpaten bis Siebenbürgen und bis zum Banate, dann auch in den Pyrenäen und Apenninen; weiter ist sie im Norden durch das arktische Europa und Asien verbreitet.

Die Grundachse ist meist kurz kriechend (Fig. 109, 1), seltener treibt sie bis mehrere cm lange Ausläufer, dadurch wird die ganze Pflanze etwas dicht bis mäßig locker rasenbildend. Der ziemlich dünne Stengel ist bei den einzelnen Rassen von sehr wechselnder Länge; die bei uns weitaus verbreitetere Rasse *Allionii* E. Mey. hat einen meist schlaffen, oft aufsteigenden Stengel, der 2,



Fig. 109. *Luzula spadicea.*
1, 2 Verschiedene Formen des Blütenstandes, 1 : 1. 3, 4 Frucht mit und ohne Perigon, vergr. (Nach Reichenbach.)

seltener bis 3 dm lang wird, bei der nur in den Alpen wenig verbreiteten Rasse *Candollei* E. Mey. ist er schlanker und dabei ziemlich starr aufrecht, meist auch höher, über 2 bis 3,5 dm lang. In den Karpaten wurde eine höhere Form des Typus (var. *aucta* Schur) beobachtet.

Die unteren Blätter haben braun gefärbte Scheiden, an denen der oberen ist die Mündung dünn büschelig gewimpert. Die Spreite ist am Rande deutlich aber spärlich bewimpert, selten wird sie auch bei dieser Art kahl, so bei der besonders in den Karpaten beobachteten var. *carpatica* (Kit.) A. u. G.; ihre Breite wechselt bei der Rasse *Allionii* zwischen 1 und 2,5 mm, selten erreicht sie bis 3,5 mm, während die der Rasse *Candollei* 2 bis 3,5, selten bis 5 mm beträgt.

Der Blütenstand (Fig. 109, 1 u. 2) ist der der vorigen Art gleich gebaut, oft nickt er, wie fast stets beim Typus; er ist in der Mehrzahl der Fälle etwas zusammengezogen, hie und da aber auch sehr locker (var. *laxiflora* Desv.); bei der Rasse *Candollei* ist er meist anfangs dicht, schließlich spreizt er aber mit den zuletzt abstehenden bis zurückgebogenen sehr dünnen Ästen weit auseinander. Meist ist ein Hüllblatt vorhanden, selten deren 2. Die Vorblätter der Blüten sind breit eiförmig, von brauner Farbe, oberwärts aber weiß oder hell, und dort zerschlitzt oder nur gewimpert; ihre Länge beträgt meist nur $^1/_3$ bis zur Hälfte der der Blüten.

Die Blüten sind bis 2,5 mm lang, bei der Rasse *Candollei* indessen nur 2 mm oder noch kürzer; die Perigonblätter sind gleich lang, lanzettlich und ganzrandig, die äußeren meist kastanienbraun, seltener bleich (var. *pallens* Ilse), bei der Rasse *Candollei* sind sie lebhafter gefärbt, braunrot bis fast schwarz; die inneren sind zarter, bleicher, stachelspitzig. Die Antheren sind stets erheblich länger als die Staubfäden, bei der Rasse *Allionii* sogar bis zu 4 mal, bei *Candollei* meist nur 3 mal länger.

Zur Blütezeit im Juli und August werden zunächst auch hier in kontinuierlicher Folge die Narben aus der

Spitze der noch geschlossenen Blüten, und zwar vollständig, hervorgeschoben. Der fadenförmige Griffel, der nicht die Länge des Fruchtknotens erreicht, trägt die aufrechten langen grünlichweißen Narben mit kurzen, aber nicht sammetartigen Narbenpapillen. Das weibliche Stadium dauert bei dieser Art außergewöhnlich lange, etwa $2^1/_2$ bis 3 Tage. Schulz (**169**, Bd. 2, S. 171) beobachtete nur den Fall, daß die ganzen Narben sich bis zum Grunde bräunten, ehe das Perigon sich öffnete; bei den von Buchenau beobachteten kultivierten Pflanzen blieben die Narben länger frisch. Es öffnete sich dann am Vormittage die Blüte, die Perigonblätter breiten sich sternförmig aus. Dieses Stadium dauert 30 bis 36 Stunden und bald nach Mittag des zweiten Tages erheben sich die Perigonblätter und im Laufe des Nachmittags schließt sich die Blüte wieder. Bei den von Buchenau gesehenen Pflanzen verschrumpften dann erst die Narben, so daß das letzte Stadium zwittrig war. In dem von Schulz beschriebenen Falle, den Buchenau auf Standortsverhältnisse zurückführt, wäre natürlich eine Selbstbestäubung ausgeschlossen (22, S. 409).

Die Frucht (Fig. 109, 3 u. 4) stellt eine dreiseitig-eiförmige Kapsel dar, die meist fast nur die Länge der Perigonblätter erreicht, seltener diese überragt; meist ist sie deutlich stachelspitzig. Der Same ist etwa 1,3 mm lang, rötlich, durchsichtig, etwas glänzend, an der Spitze mit kurzem Anhängsel.

3. Untergattung. ***Gymnodes*** Griseb.

Diese Sektion (vgl. S. 191,) ist die größte und artenreichste der ganzen Gruppe, auch in Europa finden sich namentlich im arktischen Gebiete einige Arten, die im hohen Norden weit über unseren Kontinent hinaus verbreitet sind. In unser Gebiet ragen aber nur 3 Arten herein: außer der höhere Gebirge bewohnenden *L. spicata*, die sich durch ährenförmigen überhängenden Blütenstand, gewimperte Hochblätter und unten stumpfliche, oben pfriemlich zugespitzte Blätter auszeichnet, die sehr vielgestaltige und weit verbreitete Gesamtart *L. campestris* mit dolden- oder spirrenartigem Blütenstande, kaum gewimperten Hochblättern und Blättern mit stumpfer, schwieliger Spitze: diese Gesamtart umfaßt *L. sudetica* und *L. campestris*.

39. Luzula spicata Lam. u. DC. Ährige Hainbinse.

L. spicata ist auf kalkarmer Unterlage, also im wesentlichen auf Urgestein, in den Alpen verbreitet und dort in manchen Gebieten nicht selten. Sie wächst in Felsspalten, auch auf Felsen auflagerndem Humus, im Gerölle und mischt sich schließlich auch auf grasigen Alpenwiesen dem Bestande ein. Von den Seealpen bis nach Oberösterreich und Görz fehlt sie selten irgendwo. In den Alpen des Wallis wurde sie zwischen 1600 und 2300 m, in Tirol bei gleicher unterer Grenze bis 3100 m beobachtet. Auch im Riesengebirge fehlt sie in den höheren Lagen nicht. Außerhalb des Gebietes findet sie sich auf den Gebirgen der Britischen Inseln, Frankreichs, der Iberischen Halbinsel, Italiens und der Balkanhalbinsel, auch auf den Karpaten ist sie von der Tatra bis zum Banate heimisch. Im Norden ist *L. spicata* circumpolar im ganzen arktischen Gebiete verbreitet, in Asien geht sie bis zum Himalaya und Tianschan und auch in Nordamerika bewohnt sie die Gebirge bis zu den White-Mountains, Rocky-Mountains und Californien.

Die Grundachse (Fig. 110, 1) ist kurz und aufrecht oder aufsteigend, nur wenn die Pflanze in engen Felsspalten steckt oder einzelne Steine des Gerölles zu umwachsen gezwungen ist, streckt sie sich etwas ausläuferartig; meist ist die Pflanze daher dicht rasenbildend; zwischen den einzelnen Trieben finden sich die die Grundachse bedeckenden grauen bis braunen, oft faserigen Scheidenreste vor-



Fig. 110. *Luzula spicata.*
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Var. *compacta*, 1 : 1. 3 Offene Blüte, vergr. 4 Frucht, vergr. 5 Samen, vergr. (Nach Reichenbach.)

jähriger Blätter. Der aufrechte oder aufsteigende glatte Stengel ist meist 1 bis 2, selten 2,5 dm, hie und da über 3 dm hoch (var. *laxa* Roem. u. Schult.). An trockenen Orten ist er sehr dünn, noch nicht 1 dm hoch (var. *italica* [Parl.]), ebenso niedrig bleibt er in der Nähe der Gletscherränder und im arktischen Gebiete (var. *minima* Schur), ist dabei aber kurz gedrungen. Das Überhängen des Blütenstandes erklärt sich leicht durch den Bau des Stengels (den Querschnitt vgl. S. 188, Fig. 92), der unter dem Blütenstande auffallend viel dünner ist als am Grunde. Zugleich bilden die Gefäßbündel mit dem mechanischen Ringe unten eine weite mit Mark erfüllte Röhre, oben aber sind sie zu einem engen Zylinder ohne deutliches Mark zusammengezogen. Der untere Teil hat infolge seines großen Durchmessers eine bedeutende Biegungsfestigkeit, während der dünne obere Teil nur zugfest ist. (23, S. 8).

Die unteren Blätter haben eine rötlich-braune bis gelbbraune Scheide, an den oberen hat dieselbe eine bewimperte Mündung. Die Spreite ist an den meisten Blättern 1,5 bis 3 mm breit, und erreicht eine Länge von 4 bis 6, selten bis 12 cm, fast stets ist sie mehr oder weniger rinnig, nur an sehr kräftig oder schattig gewachsenen Exemplaren (var. *laxa*) wird sie oft deutlich flach. Die Ränder sind lang bewimpert und nähern sich allmählich nach der Spitze zu. Die Spitze selbst ist zumeist stumpflich, nur an den obersten Blättern pfriemlich.

Der endständige Blütenstand (Fig. 110, 1), nickt fast stets, nur selten, besonders bei sehr kleinen und bei sehr kräftigen, an offenen Orten wachsenden Pflanzen bleibt er aufrecht. Er ist deutlich aus Ährchen zusammengesetzt, meist dicht, im Umriß ährenförmig bis gelappt. Am Grunde wird er fast stets durch nur 1 Hüllblatt, selten durch deren 2 oder gar bis 4 (var. *laxa*), gestützt. Im Verhältnis zu den verwandten Arten ist er nur wenig verzweigt; die Stengelglieder sind schwach entwickelt und zwar an den Seitenachsen noch schwächer als an den Hauptachsen, daher findet keine Übergipfelung der Hauptachse statt. Die Seitenzweige sind meist echte Ähren, die durch eine Endblüte abgeschlossen werden. Sie sind meist dicht

und kurz, bis zu 1 cm lang, mitunter aber sind einige fast kugelig. Seltener verzweigen sich die unteren Zweige erster Ordnung nochmals und tragen dann Ährchen zweiter Ordnung. Die Hauptachse wird gleichfalls durch ein Ährchen abgeschlossen. Die Ährchen haben in der größten Mehrzahl der Fälle 4 bis 6 Blüten, nur an den Zwergformen (bes. var. *italica*) sind öfter nur wenige Blüten entwickelt, wie ja auch die Zahl der Ährchen mitunter auf 1 reduziert werden kann. Die seitenständigen Blüten an den seitlichen Ährchen besitzen stets nur 2, die des Endährchens 3 Vorblätter; diese sind lanzettlich, zugespitzt, am Grunde kastanienbraun, oberwärts weißhäutig und lang bewimpert; sie sind etwa halb so lang als die Blüten. Bei den Endblüten sind 2 Vorblätter ausgebildet. Durch die Stellung und Zahl der Ährchen, sowie durch deren Länge werden mannigfache Abänderungen des Blütenstandes bedingt; so wird er bei der var. *laxa* durch die Verlängerung der Stengelglieder der untersten Ährchen öfter sehr locker, andererseits durch Stauchung aller Achsen kurz und dick, kugel- bis eiförmig (var. *compacta*) (Fig. 110, 2), oder bei gleichzeitiger Verkürzung der (armblütigen) Ährchen kurz und dünn (var. *tenella* E. Mey.).

Die Blüten (Fig. 110, 3) sind meist 2,5 bis 3 mm lang, ihre Perigonblätter sind etwa gleichlang, lanzettlich, stumpflich oder spitz, dabei deutlich begrannt, stachelspitzig, mitunter auch unterhalb der Spitze etwas gezähnelt. Ihre Farbe ist am Grunde hell oder dunkler kastanienbraun, nach der Spitze zu hell hautrandig. Die Antheren sind kürzer als ihre Staubfäden; der sehr kurze Griffel trägt lange, aufrechte Narben. Zur Blütezeit, die von Juni bis August stattfindet, scheint das weibliche Stadium, bei dem die Narben oben aus dem geschlossenen Perigon hervorragen, nicht lange zu dauern, jedenfalls lassen sich neben wenigen weiblichen Stadien oft viel mehr zwittrige beobachten. Nachher breitet sich das Perigon sternförmig aus und die Narben stehen etwas geschlängelt aufrecht ab; sie sind mit kurzen Narbenpapillen besetzt. Das Aufblühen scheint wenigstens zeitweise in Pulsen zu erfolgen, bei gutem Wetter sieht man eine auffallend große Zahl von Blüten auf einmal geöffnet, zu anderer Zeit weniger oder keine.

Die Frucht stellt eine kugelig-dreiseitige stumpfe oder kurz stachelspitzige, glänzend kastanienbraune bis rotbraune Kapsel dar, sie erreicht nur die Länge der Perigonblätter oder wenig mehr (Fig. 110, 4). Die Samen (Fig. 110, 5) sind gleichfalls rotbraun und etwa 1,3 mm lang, sie haben am Grunde ein ganz kurzes, mitunter aber deutliches Anhängsel.

40. Luzula sudetica DC. Sudeten-Hainbinse. 41. L. campestris Lam. u. DC. Gemeine H.

Beide Arten bilden die Gesamtart *L. campestris* A. u. G.; sie stehen einander zweifellos sehr nahe, sind aber fast stets dadurch gut zu unterscheiden, daß bei *L. sudetica* die Blüten nur etwa 2 mm lang und die äußeren Perigonblätter deutlich länger als die inneren sind; bei *L. campestris* und ihren zahlreichen Formen werden die Blüten, die gleichlange Perigonblätter haben, 3 mm lang. Manche Schriftsteller haben beide Pflanzen miteinander zu einer Art vereinigt, aber die Eigenart der ganzen Tracht der schlafferen und zarteren *L. sudetica* hat neben anderen Merkmalen Buchenau, Ascherson und Graebner (vgl. 3, S. 518) und andere veranlaßt, sie getrennt zu halten.

L. sudetica tritt bei uns in 2 Rassen auf, die ein sehr verschiedenes Vorkommen zeigen. Die Rasse *alpina* (Gaud.) (Fig. 111) wächst nur in den höheren Gebirgen und zwar fast ausschließlich auf kalkarmem Substrat. Im ganzen Alpen-Gebiete ist sie nicht selten, und im Wallis zwischen 1700 und 2300 m, in Tirol zwischen 1000 und 2600 m beobachtet worden. Außerhalb der Alpen bewohnt sie die Sudeten, den Schwarzwald, den Harz, den Böhmerwald und das Erz-

gebirge. Außerhalb des Gebietes ist sie in den Karpaten sehr verbreitet, dann auf den Pyrenäen und im arktischen Europa. — Ganz abweichend davon sind die Lebensbedingungen der Rasse *pallescens*; diese wächst vorzugsweise in lichten Wäldern, auf trocknen oder etwas feuchten grasigen Plätzen, an Wegrändern u. ä., und zwar nur in der Ebene oder in tieferen Lagen der Gebirge. Die Pflanze erreicht bei uns die Westgrenze ihres großen Verbreitungsgebiets und wächst westlich bis Neuvorpommern, bis zur Provinz Brandenburg, dem Königreich Sachsen, Böhmen und Mähren. Außerhalb des Gebietes bewohnt sie das nördliche Europa, Rußland, das nördliche Asien bis Kamtschatka und findet sich auch in Neu-Seeland.



Fig. 111. *Luzula sudetica* var. *alpina*. 1 : 1. (Nach Reichenbach.)

Im morphologischen Aufbau und im ökologischen Verhalten schließt sich die Art sehr der folgenden an, auf die deshalb hingewiesen sei.

Den lockeren Rasen älterer Pflanzen, die bei der Rasse *alpina* grasgrün, bei der Rasse *pallescens* bleichgrün erscheinen, entspringen bei der ersteren zumeist nur einzelne oder wenige sehr schlanke, gerade, aufrechte Stengel, die im Durchschnitt 2—3 dm hoch sind, während die Form der Ebene meist mehrere bis viele sehr dünne, sehr schlaffe, 1—3, selten bis über 4 dm hohe Stengel erzeugt; am kürzesten bleibt der Stengel am Fuße der Gletscher im Hochgebirge (var. *Kochii* A. u. G.). Die Blätter, deren untere oft braune bis gelbbraune, deren obere oft rot überlaufene Scheiden besitzen, sind gleichfalls sehr wechselnd, im höheren Gebirge bleiben sie kurz, fast stets mehrere Male kürzer als die Stengel, während sie in der Ebene $^1/_3$ bis $^1/_2$ desselben erreichen.

Der Blütenstand, dessen Hüllblatt oder dessen unterstes, falls 2 vorhanden, so lang oder länger als der Blütenstand selbst wird, ist klein, bei den Hochalpenpflanzen entwickelt er meist nur 4—5 Ährchen, ja bei der kleinen var. *Kochii* nur deren 1 bis 2; viel zahlreicher sind die Ährchen bei Rasse *pallescens*, wo bis zu 20 ausgegliedert werden, die auch meist lockerer stehen. Ebenso verhält es sich mit der Zahl der Blüten im Ährchen; bei der letztgenannten Rasse kommen in einem Ährchen bis zu 20 Blüten zur Ausbildung, bei der alpinen nur 6 bis 8, und bei deren var. *Kochii* gar nur wenige, so daß also der Blütenstand der letzteren sehr armblütig wird.

Die Farbe der Blüten ist bei den Pflanzen der Ebene hellrötlich braun bis gelblich weiß, in den hohen Gebirgen wird sie viel intensiver, meist schwärzlich-kastanienbraun. Die Blütezeit beginnt bei den ersteren bereits im April und Mai und dauert vereinzelt bis zum Herbst, im Gebirge erst im Juni und dauert zumeist bis August. Bei der Alpenform ist die Protogynie schwach ausgeprägt, die meisten Narben werden nur an der Spitze schwach braun ehe das Perigon sich öffnet, viele sind dann noch ganz frisch. Beim Öffnen der Blüte stehen die Antheren mit ihren Spitzen mit den Enden der Perigonblätter in gleicher Höhe, da die Staubfäden so lang wie die Antheren selbst sind. Das Verstäuben beginnt sofort, so daß spontane Selbstbestäubung wohl fast immer eintritt (**169**, Bd. 1, S. 103).

Die Frucht ist von wechselnder Gestalt, eiförmig- bis birnförmig-dreiseitig und erreicht kaum die Länge der inneren, also bei weitem nicht die der äußeren Perigonblätter. Ihre Farbe ist der der Blüten entsprechend, in der Ebene hell, am Grunde grünlich, oberwärts hell rötlich-braun, bei der Rasse *alpina* meist kastanienbraun bis schwarzbraun glänzend. Bei dieser entwickeln die Samen am Grunde nur ein kurzes Anhängsel, bei der Rasse *pallescens* wird es bis halb so lang wie der Same.

L. campestris. Diese außerordentlich formenreiche Art kommt bei uns in 2 Unterarten vor, die von vielen Schriftstellern als eigene Arten aufgefaßt werden. Die typische Unterart *L. vulgaris* Buch. bildet lockere Rasen, hat in ihrem Blütenstande meist nur 3 bis 6 Ährchen, die kugelig oder eiförmig sind und meist nur 6 bis 10 Blüten enthalten, die seitlichen sind zuletzt zurückgebogen. Die 2. Unterart *L. multiflora* Lej. ist dicht rasenbildend und hat einen Blütenstand mit starren Ästen, die bis zu 10 Ährchen tragen, deren jedes mit den 8 bis 16 Blüten länglich bis eiförmig erscheint.

L. vulgaris (Fig. 112, 1) wächst bei uns fast überall auf sonnigen Hügeln, in trockenen Wäldern, auf trockenen Grasplätzen, an Waldrändern und auch auf Dünen, besonders Binnendünen. Nicht selten bildet sie in lockerem, nicht zu hohem Moose größere Bestände, mehrere Quadratmeter sind öfter von ihr überzogen: bisweilen sieht man sie in Wäldern deutliche Hexenringe bilden. Selten ist sie wohl nirgend im Gebiete, sogar auf den Nordseeinseln findet sie sich, auch im Gebirge steigt sie ziemlich hoch auf, so wurde sie im Wallis bis zu 2200 m beobachtet, in Tirol nur bis wenig über 1600 m. Außerhalb des Gebietes bewohnt *L. vulgaris* ganz Europa, ferner Nord-Afrika, das gemäßigte Asien und Nord-Amerika und ist auch auf Neu-Seeland gefunden worden.

Die Grundachse ist in ihrem morphologischen Aufbau der von *L. nemorosa* ähnlich, aber entsprechend den trockneren Standorten meist in allen Teilen kürzer; sie treibt meist nur kurze, in der Regel 1 bis 2 cm lange, seltener bis zu 4 cm verlängerte Ausläufer. An jeder Sproßgeneration, die mehrere Seitensprosse trägt, hat der unterste Sproß den längsten Rhizomtrieb, der oberste den kürzesten, so daß beide in der fortschreitenden Richtung ziemlich in gleiche Entfernung kommen. Der unterste längste Sproß braucht zu seiner Entwicklung öfter 3 Jahre; im ersten Jahre erzeugt er außer dem Rhizomtrieb nur wenige Laubblätter, im zweiten Jahre entsteht die vielblättrige Rosette und erst im dritten der Blütenstand. In der Mehrzahl der Fälle brauchen die Sprosse 2 Jahre und bilden im ersten Jahre die Blattrosette, im zweiten den Blütenstengel. Meist entstehen an jeder Sproßgeneration nur wenige Seitentriebe, die Zahl der Niederblätter an den zugehörigen Rhizomstücken schwankt meist zwischen 2 und 7. Der Grundachsenteil kann aber an dem obersten Sprosse so verkürzt bleiben, daß gar kein Niederblatt zur Ausbildung gelangt, sondern auf das adossierte Vorblatt sofort ein Laubblatt folgt. Solche Sprosse kommen mitunter schon im ersten Jahre ihres Entstehens zur Blüte; namentlich unter den nicht seltenen im Herbst blühenden findet man solche. An der Grundachse bleiben bei den meisten Formen mindestens 3 Sproßgenerationen lebend in Verbindung, ehe die ältesten Grundachsentriebe absterben (**154**, S. 398).

Der Stengel wird meist nur 1 bis 1,5, seltener bis 2,5 dm hoch, sehr kleine Formen von wenigen Zentimetern Höhe werden aus den Alpen vom Rande der Gletscher und aus dem arktischen Gebiete beschrieben (var. *glacialis* A. u. G.) (Fig. 112, 2); auch auf dürrem Sande bleibt der Stengel sehr kurz, so besonders auf Dünensanden (var. *subspicata* Laestad). In Wäldern erreicht die Pflanze meist die obenerwähnte Höhe, sobald aber auf größere oder geringere Strecken die Bäume entfernt werden und dadurch ihre Wurzelkonkurrenz ausgeschaltet



Fig. 112. *Luzula campestris.*
1 Habitusbild von *L. vulgaris,* 2 var. *glacialis,* 3 var. *collina,* 4 *L. multiflora;* 1 : 1. 5 Schema des Blütenstandes. 6 einer Einzelblüte. (1—4 nach Reichenbach, 5 u. 6 nach Buchenau.)

wird, kräftigt sich die Art mit dem übrigen Krautwuchs solcher Holzungen und Lichtungen sehr und der Stengel erreicht dann mitunter eine Höhe von etwa 3 dm (var. *Althii* [Herbich]).

Die Blätter sind meist nur 2 bis 3 mm breit und dicht bewimpert, an der zuletzt genannten Form werden sie aber breiter und breiten sich flach aus. An exponierten, besonders an trockenen Orten finden sich sehr schmalblättrige Formen; eine var. *angustifolia* (K. Koch) hat nur wenig über 1 mm breite Blätter, bei anderen ist die Spreite zusammengerollt und erscheint dadurch oft fast borstlich (var. *subspicata*).

Der Blütenstand nickt oft in der Jugend mehr oder weniger stark, später ist er aber meist aufgerichtet, er erscheint fast doldig; er ist meist nur durch 1 Hüllblatt gestützt, welches nicht die Länge des Blütenstandes erreicht. Im morphologischen Aufbau entspricht der Blütenstand im wesentlichen dem von *L. flavescens*, nur daß an Stelle der Einzelblüten hier Ährchen ausgebildet sind. Die Hauptachse endet gleichfalls in eine Ähre, die aber sehr bedeutend von den seitenständigen übergipfelt wird (Fig. 112, 5), wie überhaupt bei dieser Art die unteren Seitenzweige die oberen übergipfeln. Die unteren Hochblätter an der Hauptachse sind krautig, die oberen bräunlich und mehr oder weniger häutig. An den Seitenähren sitzt die unterste Blüte in der Achsel des ersten Tragblattes, dies fällt nach vorn, da es dem am Grunde des verlängerten Stengelgliedes befindlichen adossierten Vorblatte gegenübersteht. Die untersten Blüten sitzen nach $^1/_2$-Stellung, dann erst tritt die spiralige Stellung etwa nach $^2/_5$ ein. Die Blütenzahl ist bei dieser Unterart meist 6 bis 10, gewöhnlich etwa 8, hie und da finden sich aber armblütige Formen, so bei den Zwergpflanzen und der dünnstengligen var. *elegans* A. u. G. Oberhalb der Blüten endigt die Achse der Ähre mit einem sehr kleinen Schopf von Hochblättern. Jede Blüte besitzt außer dem in zwei haarförmige Spitzen endigenden adossierten Vorblatte noch 2 Vorblätter (Fig. 112, 6), die oberseits meist weiß-hautrandig sind. Das zweite dieser Vorblätter fällt nicht genau nach hinten, sondern steht etwas schief, mitunter ist es sehr schwächlich und schlägt auch wohl, besonders an den oberen Blüten, fehl. Je nach der Stärke der Streckung der unteren Stengelglieder der Seitenähren erhält der Blütenstand ein sehr wechselndes Aussehen. Bei Formen der zweiten Unterart *L. multiflora* sind die Stengelglieder der Ähren ganz gestaucht, so daß der ganze Blütenstand in ein dichtes Köpfchen zusammengezogen erscheint. Auch die Zahl der Ähren ist sehr wechselnd, zumeist sind 3 bis 6 vorhanden, an schwachen Formen sind oft nur 1 bis 2 ausgebildet (so bei var. *glacialis*, *elegans* u. a.). Mitunter verlängert sich auf der anderen Seite, besonders an kräftigen und schattig gewachsenen Exemplaren das unterste Stengelglied (der Ährenstiel) der unteren seitlichen Ähren sehr stark, so daß die Ähren dadurch überhängend bis hängend werden: als Extrem kommt es selten vor, daß eine Ähre am Grunde des ganzen Stengels langgestielt entspringt (var. *basistachya* A. u. G.) (7, S. 425).

Die Aufblühfolge ist nach Buchenau bei dieser Art sehr unbeständig; innerhalb der einzelnen Ähren ist sie fast stets aufsteigend. Die Endähre blüht meist zuerst auf, dann in aufsteigender Folge die Seitenähren, doch fand Buchenau auch große Abweichungen, so z. B. die unterste Blüte des Endährchens eben geöffnet, während die Seitenähren in voller Blüte standen und die oberen Blüten des Endährchens längst verblüht waren (7, S. 425.).

Die Blüten sind etwa 3 mm lang, ihre äußeren Perigonblätter lanzettlich, zu einer Stachelspitze zugespitzt, die inneren länglich-lanzettlich und stumpflich mit aufgesetzter Stachelspitze: ihre Farbe ist dunkel-kastanienbraun, der weißliche Hautrand ist an den äußeren breiter: selten ist die Farbe hellbraun (var. *luteola* A. u. G.). Zur Blütezeit, die zumeist vom März bis in

den Mai dauert und öfter an einzelnen Pflanzen sich noch mehr verlängert, oder im Herbst nochmals eintritt, erfolgt das Blühen oft in deutlich ausgeprägten Pulsen, oft auch kontinuierlich. Es werden zunächst die Narben aus dem geschlossenen Perigon hervorgestreckt, der Griffel wird dabei länger als der Fruchtknoten. Je nach der Witterung dauert dieses weibliche Stadium 1 bis mehrere Tage, dann fangen die mit langen weißen bis weißlichgelben Papillen besetzten Narben an einzuschrumpfen und zu welken. fast stets sterben sie ganz ab, ehe das Perigon sich öffnet; meist folgt dann erst ein mehrtägiger geschlechtsloser Zustand, in der Regel 4 bis 7 Tage. Beim Öffnen breitet sich das Perigon sternförmig aus, das Schwellgewebe ist deutlich, aber nicht übermäßig stark entwickelt. Am folgenden Tage nach dem Aufgehen öffnen sich die Antheren, deren Fäden 2 bis 6 mal kürzer sind als die Antheren; sie sind ebenso wie die Narben sehr exponiert und der Pollen ist nach Lidforss (**112**, S. 270) gegen Nässe resistent. Die Antheren des äußeren Kreises öffnen sich zuerst. Meist in der auf den 6. bis 9. Tag folgenden Nacht, nachdem es reichlich 36 Stunden geöffnet war, schließt sich das Perigon wieder. Seltener sind beim Aufblühen die unteren Teile der Narben noch frisch, so daß in diesem Falle wohl Autogamie stattfinden kann; meist erfolgt die Übertragung durch den Wind (**112**, S. 270), aber auch Insektenbesuch (Schwebfliege und Spanner) ist beobachtet worden (Scott Elliot Flora S. 176, vgl. **102**, Bd. 2, S. 524). Die starke Protogynie wurde schon von C. F. Gärtner (**51**, S. 216) beobachtet. (**169**, S. 102; 22, S. 411.)

Die Frucht ist eine eiförmige stumpfe, kurz stachelspitzige Kapsel, die etwa die Länge der Perigonblätter erreicht. Lindmann (**114**, S. 99) beobachtete am 10. August in Norwegen bei ca. 900 m Höhe eine fast reife Frucht.

L. multiflora Lej. (Fig. 112, 4) wächst meist in feuchten Wäldern und besonders an Sumpfrändern, an Rändern von Heidemooren und an buschigen Orten. In den Gebirgen ist die Verbreitung eine ähnliche wie die der Unterart *vulgaris*, außerhalb des Gebietes ist *L. multiflora* fast über die ganze Erde verbreitet, in den Tropen findet sie sich nur in Gebirgen.

Die sehr veränderliche Pflanze bietet im morphologischen Aufbau wie im physiologischen Verhalten wenig Unterschiede gegenüber der vorigen Unterart. Die Grundachse ist fast stets kurz, Ausläufer finden sich nur ganz ausnahmsweise, so daß die Pflanze also dicht rasenbildend wird. Im ganzen ist der Stengel höher, meist 3 bis über 4, selten bis 5 dm hoch, hie und da ist er auch dünn und schlaff (var. *flexuosa* R. Beyer), auch die Blätter werden bisweilen breiter.

Der Blütenstand (vgl. S. 217 f.) ist durch die meist starr aufrechten Äste sehr auffällig, stimmt aber sonst im Aufbau ganz mit dem oben S. 219 beschriebenen überein. Durch die Verlängerung der einzelnen Stengelglieder im Blütenstande, die reichliche oder spärlichere Verzweigung wird auch hier die Tracht des Blütenstandes ziemlich verändert. Meist ist die Achse mehr oder weniger gestreckt, und die Ährchen zeigen eine deutliche Stielung, durch Verkürzung aller Achsen wird der Blütenstand dicht gedrängt, kopfartig bis gelappt (Rasse *congesta* [Thuill.] Koch); so findet sich die Pflanze besonders auf feuchten Heiden, auf moorigem Grunde u. s. w. Ganz ähnlich ist auch eine Form der Alpen und des arktischen Europa mit dünnem Stengel gestaltet (var. *alpestris* R. Beyer). An schattigen Orten, in Wäldern u. ä. wird der Blütenstand oft sehr locker und auch schlaff.

Die Blüten, die oft kleiner sind als bei voriger, haben meist hautrandige Tragblätter und hell oder dunkel braune bis rotbraune Perigonblätter, selten sind diese bleich, gelblich-weiß (Rasse *pallens* A. u. G.), bei der Rasse *congesta* sind sie kurz und hellrotbraun; fast stets ist der Hautrand sehr breit. Die Staubfäden sind bei dieser Unterart bis fast zur Länge der Antheren verlängert. Das Anhängsel am Samen ist sehr groß und erreicht die halbe Länge des Samens.

Bastarde dieser Art sind mit Sicherheit nicht bekannt, sehr wahrscheinlich sind viele der sogenannten Zwischenformen zwischen ihr und der *L. sudetica* hybriden Ursprungs; bei der zweifellos nahen Verwandtschaft beider ist das ja zu erwarten. Mit *L. spicata* werden sowohl von *L. sudetica* als von *L. campestris* Bastarde angegeben (vgl. 3, S. 525). Vielleicht ist eine Pflanze als *L. silvatica* × *campestris* zu deuten.

---

17. Familie. **Liliaceae.**

Wichtigste spezielle Literatur.[1])

1. Abromeit, J. Botanische Ergebnisse der von der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin unter Leitung von Dr. v. Drygalski ausgesandten Grönlandsexpedition, nach Dr. Vanhöffen's Sammlungen bearbeitet. Phanerogamen. Bibliotheca Botanica, Heft 42. Stuttgart 1899.
2. Areschoug, F. W. Ch. Jemförande undersökningar öfver bladets Anatomie. Lund 1878.
3. Ascherson, P. Kleine phytographische Bemerkungen. 16. Die Verbreitung von Colchicum Ritchii R. Br. Botan. Ztg. Bd. 36. 1878. S. 434—439.
4. Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 3. S. 1—336. Leipzig 1905—1906.
5. Baedecker, W. G. Physiologische Anatomie einiger Liliaceen-Blätter. Inaug.-Diss. Kiel 1903.
6. Baker, J. G. Revision of the Genera and Species of Scilleae and Chlorogaleae. Journ. of the Linn. Soc. of London. Bot. vol. 13. 1872.
7. — — Revision of the Genera and Species of Tulipeae. Daselbst, vol. 14. 1874. S. 211—310.
8. — — Revision of the Genera and Species of Asparagaceae. Daselbst, vol. 14. 1875. S. 508—632.
9. — — Revision of the Genera and Species of Anthericeae and Eriospermeae. Daselbst, vol. 15. 1876. S. 253—363.
10. — — A Synopsis of Colchicaceae and the aberrant Tribes of Liliaceae. Daselbst. vol. 17. 1879. S. 405—510.
11. Baldrati, P. La struttura anatomica e l'interpretazione morfologica della perula del bulbo di alcune specie del genere Allium. Nuovo Giorn. Bot. Ital. vol. 4. 1897. S. 214—223.
12. Beck v. Mannagetta, G. Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder u. s. w. Leipzig 1901.
13. Behrens, W. J. Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. Göttingen 1875.
14. Bernátsky, J. E. Die anatomische Bestimmung der heimischen Polygonatum-Arten. Math. und Naturw. Ber. Ungarn. Bd. 18. 1903. S. 440.
15. — — Beobachtungen an Majanthemum bifolium. Ann. hist. nat. Mus. nat. Hung. I. 1903. S. 561—565.
16. — — Das Ruscus-Phyllokladium. Engler's Botan. Jahrb. Bd. 34. 1904. S. 161—177.
17. Blodgett, F. N. On the development of the bulb of the Adderstongue. Botan. Gazette, vol. 19. 1894. S. 61—65. vol. 20. 1895. S. 172—175.
18. — — Vegetative reproduction and multiplication in Erythronium. Bull. Torr. Bot. Club, vol. 27. 1900. S. 305—315.
19. Breitenbach, W. Über Asparagus officinalis, eine triöcische Pflanze. Botan. Zeitung. Bd. 36, 1878. S. 163—167.

[1]) Vgl. die allgemeine ökologische Literatur Bd. I, Abt. 1, S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

20. Briquet, J. Nouvelles observations biologiques sur le genre Erythronium. Mém. de la Soc. nation. des Sc. nat. et math. de Cherbourg. T. 30. 1896.

21. Bruck, Th. M. Beiträge zur Morphologie unterirdischer Sproßformen. Progr. d. Ober-Realschule Czernowitz. 1884/85.

22. Buchenau, F. Zur Naturgeschichte von Narthecium ossifragum. Botan. Ztg. Bd. 17. 1859. S. 161—165, 167—172. Bd. 24. 1866. S. 349—359.

23. Burgerstein, A. A. von Kerner's Beobachtungen über die Zeit des Öffnens und Schließens von Blüten. Österr. Bot. Zeitschrift, Bd. 51. 1901. S. 185—193.

24. — — Ueber die Bewegungserscheinungen der Perigonblätter von Tulipa und Crocus. Jahresb. der k. k. Erzh. Rainer-Gymnasiums, Wien. 1902. S. 33—48.

25. Cario, R. Zur Kenntnis von Narthecium ossifragum Huds. Botan. Zeitung. Bd. 37, 1879. S. 681—688.

26. Celakovsky, L. O Kladodiich Asparagei. Srovnàvaci morfologicka studie. (Mit deutschem Résumé.) Rozpravy Ceské Akademie Cis. Frant. Josef. II, 2. 1893.

27. Chester, G. D. Bau und Funktion der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 15. 1897. S. 420—431.

28. Chrysler, M. A. The development of the central cylinder of Araceae and Liliaceae. Botan. Gazette. vol. 38. 1904. S. 161—184.

29. Cooley, G. E. On the reserve cellulose of the seeds of Liliaceae and of some related orders. Boston Soc. Nat. Hist. Vol 5. 1895. S. 1—30.

30. Cruse, G. De Asparagi officinalis germinatione. Diss. Königsberg 1838.

31. Czapek, F. Biochemie der Pflanzen. 2 Bde. Jena 1905.

32. De Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

33. Delpino, F. Contribuzioni alla storia dello sviluppo del regno vegetale. I. Smilacee. Atti R. Univ. Genova. Vol. 6, p. 1. Genova 1880.

34. — — Zigomorfia fiorale e sue cause. Malpighia, vol. 1. 1887. S. 245—262.

35. — — Nuove specie mirmecofile fornite di nettari estranuziali. Rendic. Accad. sc. fis. Napoli. Ser. 3, 4. 1898. S. 330—334.

36. — — Aggiunte alla teoria della classificazione delle Monocotiledoni. Mem. Ac. Bologna. Ser. 5. T. 10. 1903. S. 569—584.

37. Devaux, H. Enraciment des bulbes et géotropisme. Bull. Soc. Bot. de France. T. 37. 1890. S. 155—159.

38. Dodel-Port, A. Illustriertes Pflanzenleben. Zürich 1883.

39. Drude O. Der hercynische Florenbezirk. Leipzig 1902.

40. Duchartre, P. Structure et multiplication du Lilium Thomsonianum Lindl. Bull. Soc. Bot. de France. T. 19. 1872. S. 187—191.

41. — — Resultats généraux d'observation sur la germination et les premiers développements de divers lis. Comptes rendus Acad. sc. Paris. t. 79. 1874. S. 965.

42. — — Etudes sur la germination de quelques lis. Bull. Soc. Botan. de France. t. 21. 1874. S. 352—354.

43. — — Observations sur la germination et sur la formation première de l'oignon chez diverses espèces de lis. Journ. Soc. centr. d'Horticulture 1874. S. 554.

44. — — Observations sur les bulbes des lis. Ann. Sc. Nat. VI. sér. t. 2, 1875. S. 1—72.

45. Dutailly, G. Sur la floraison du Paris. Bull. mens. de la soc. Linn. de Paris. Nr. 128. 1892.

46. Duval-Jouve, J. Etude histotaxique des cladodes du Ruscus aculeatus L. Bull. Soc. Botan. de France. t. 24. 1877. S. 143—148.

47. Duvernoy, J. G. Untersuchung über Keimung, Bau und Wachstum der Monokotyledonen. Stuttgart 1834.
48. Ebeling, M. Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. Flora Bd. 68. 1885. S. 179—202.
49. Eichholz, G. Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 17. 1886. S. 543—590.
50. Eichler, A. W. Blütendiagramme. 1. Teil. Leipzig 1845. S. 147—155.
51. Ernst, A. Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung des Embryosackes und des Embryos (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L. Flora, Bd. 88. 1901, S. 37—77.
52. — — Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia L. und Trillium grandiflorum Salisb. Flora, Bd. 91. 1902. S. 1—46.
53. Fabre, G. M. Note sur la germination du Tulipa Gesneriana. Bull. Soc. Botan. de France. T. 83. 1856. S. 93—97.
54. — — Sur la germination du Colchicum autumnale. Daselbst, S. 333—338.
55. Falkenberg, P. Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen. Stuttgart 1878.
56. Farmer, J. B. On nuclear division in the pollen-mothercells of Lilium Martagon. Ann. of Botany. Vol. 7. 1893. S. 392—396.
57. — — Ueber Kernteilung in Lilium-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomen-Frage. Flora, Bd. 80. 1895. S. 56—67.
58. — — Direct nuclear division in the embryo-sac of Lilium Martagon. Ann. of Botany. Vol. 10. 1896. S. 107—108.
59. Fiori, A. I generi Tulipa e Colchicum e specie che li rappresentano nella Flora italiana. Malpighia, vol. 8. 1894. S. 131—158.
60. — — Palaeotulipe, Neotulipe e Mellotulipe. Daselbst, vol. 9. 1895. S. 534—547.
61. Flinck, J. A. Om den anatomiska byggnaden hos de vegetativa organen för upplagsnäring. Helsingfors 1891.
62. Focke, W. O. Beobachtungen an Feuerlilien. Kosmos, Bd. 13. 1883. S. 653—659.
63. — — Die Entstehung des zygomorphen Blütenbaus. Österr Bot. Zeitschr. 1887. S. 123—126 und 157—161.
64. — — Bemerkungen über die Arten von Hemerocallis. Abh. Naturf. Ver. Bremen. Bd. 10. 1889. S. 156—158.
65. — — Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtansatz bei Blütenpflanzen. Daselbst, Bd. 11. 1890. S. 412—422.
66. — — Ueber Unfruchtbarkeit bei Bestäubung mit eigenen Pollen. Daselbst. Bd. 12, 1893. S. 409—416 und 495—496.
67. Franchet, A. Monographie du genre Paris. Paris 1888.
68. Freidenfelt, T. Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. I. Ueber die Formbildung der Wurzel vom biologischen Gesichtspunkte. Flora, Bd. 91, 1902. S. 115—208.
69. Fullner, E. L. The development of the microsporangia and microspores of Hemerocallis fulva. Bot. Gazette, vol. 28. 1899. S. 81—88.
70. Furlani, J. Zur Embryologie von Colchicum autumnale L. Oesterr. Bot. Zeitschrift Bd. 54. 1904. S. 318—324 und 373—379.
71. Gay, J. Sur la distribution géographique des trois espéces de la section Gamon du genre Asphodelus. Bull. Soc. Botan. de France. T. 4. 1857. S. 607—612.
72. Geisenheyner, L. Ueber Formen von Polygonatum multiflorum All. und Auftreten von Polygamie. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 13. 1895. S. 78—82

73 Graebner, P. Die Heide Norddeutschlands und die sich anschließenden Formationen in biologischer Betrachtung. Leipzig 1901.
74. Gradmann, R. Ueber einige Probleme der Pflanzengeographie Süddeutschlands. Englers Bot. Jahrbücher, Bd. 34. 1904. S. 178—203.
75. Guéguen, F. Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames. Paris 1901.
76. Guignard, L. L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. Sc. Nat. Botan. 8. sér., t. 11. 1900. S. 365—387.
77. Guillaud, A. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones. Ann. des sc. nat. Sér. 6, Bot. T. 5. 1878. S. 5—176.
78. Haberlandt, G. Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems. Pringsheims Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 13. 1882. S. 74—188.
79. — — Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. Leipzig 1909.
80. Hansgirg, A. Neue biologische Mitteilungen. Bot. Centralbl. Bd. 52. 1892. S. 385—393.
81. — — Pflanzenbiologische Untersuchungen. Wien 1904.
82. Hanstein, J. v. Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864.
83. Hartwich, E. Ueber Smilax aspera. Schweiz. Wochenschrift für Chemie und Pharmazie. 1907. Nr. 10.
84. Heim, F. Le bulbe de l'Allium ursinum. Bull. Soc. Linnéenne. Paris 1892. S. 1045—1048.
85. Heinricher, E. Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speziell der deutschen Flora. Pringsheims Jahrb f. wiss. Bot. Bd. 15. 1884. S. 502—567.
86. Henry, A. Beiträge zur Kenntnis der Laubknospen. 3. Abt. Verhandl. d. Leopold-Carol. Akad. d. Naturf. Bd. 21. Teil 1. 1844. S. 277—292.
87. Hesselmann, H. Om groddknoppfjälls utbildning till floralia blad hos Lilium bulbiferum L. Acta horti Berg. Bd. 3, Afd. 1 a. 1903. S. 1—19.
88. Heydrich, L. Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger Zwiebelgewächse. Inaug.-Diss. Halle 1890.
89. Hirsch, W. Untersuchungen über die Frage: Welche Einrichtungen bestehen behufs Ueberführung der in dem Speichergewebe der Samen niedergelegten Reservestoffe in den Embryo bei der Keimung? Inaug.-Diss. Erlangen 1890.
90. Holm, Th. Contributions to the knowledge of the germination of some North-American plants. Torrey Bot. Club. Vol. 2. 1891. S. 57—108.
91. Horn, P. Beiträge zur Kenntnis der Zwiebelbildungen der Gattung Gagea Salisb. Archiv der Pharmacie. Jahrg. 28. 1874.
92. Hua, H. La jeunesse du Paris quadrifolia. Feuille des jeunes naturalistes 1893.
93. Irmisch, Th. Morphologische Beobachtungen an einigen Gewächsen aus den natürlichen Familien der Melanthaceen, Iridaceen und Aroideen. Abh. Naturw. Ver. Sachsen u. Thüringen in Halle. Bd. 1. 1856. S. 129—147.
94. — — Einige Bemerkungen über Scilla autumnalis und S. bifolia. Zeitschr. Naturw. Ver. Sachsen u. Thüringen. Bd. 21. 1863. S. 433—444.
95. — — Beobachtungen an einigen Liliaceen. Bot. Ztg. Bd. 22 1864. S. 65—66.
96. — — Ein kleiner Beitrag zur Naturgeschichte unserer Maiblumen. Botan. Zeitg. Bd. 23. 1865. S. 160—162.
97. — — Ueber einige Pflanzen, bei denen in den Achseln bestimmter Blätter eine ungewöhnlich große Anzahl von Sproßanlagen sich bilden. Abhandl. d. naturw Vereins Bremen. Bd. 5. 1878. S. 1—27.
98. Jerosch, M. Ch. Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig 1903.

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Von

DR. O. VON KIRCHNER
Professor der Botanik an der landw. Hochschule
Hohenheim.

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik am eidgen. Polytechnikum
Zürich.

Lieferung 14.

Band I, 3. Abteilung, Bogen 15—20: Liliaceae.

Mit 181 Einzelabbildungen in 62 Figuren.

STUTTGART 1911.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Die Lagerung der Getreide.

Entstehung und Verhütung mit besonderer Berücksichtigung der Züchtung auf Standfestigkeit.

Von Geheimrat Professor Dr. C. Kraus in München,
(Landwirtschaftl. Laboratorium und Versuchsfeld der Kgl. techn. Hochschule in München und Kgl. Saatzuchtanstalt in Weihenstephan.)

Preis in Leinwand geb. ℳ 13.—.

„. . . Alle Landwirte, besonders aber die Getreidezüchter werden in dem trefflich ausgestatteten Buch einen Schatz wertvoller Darstellungen und Anregungen finden, und allen, die sich wissenschaftlich mit den Fragen des Getreidebaues und der Getreidezüchtung zu beschäftigen haben, wird das Kraus'sche Werk unentbehrlich sein.“ Geh. Rat Prof. Dr. Edler, Jena.

Die Gliederung des Gersten- und Haferhalmes

und deren Beziehungen zu den Fruchtständen.

Ein Beitrag zu den wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Mit 18 Abbild.

Von Geheimrat Prof. Dr. C. Kraus, München.
Landw. Laboratorium u. Versuchsfeld der K. techn. Hochschule in München u. K. Saatzuchtanstalt in Weihenstephan.

Preis brosch. ℳ 5.50.

Theorie und Praxis der Pflanzenzüchtung.

Ein Leitfaden für praktische Landwirte und Studierende.

Von Dr. H. Lang, Vorstand der Großh. bad. Saatzuchtanstalt Hochburg.

Mit 47 Abbildungen. Preis gebunden ℳ 4.50.

Wochenblatt des bad. landw. Vereins 1910, Nr. 25: Wer Sinn und Verständnis für die Beobachtung seiner Nutzpflanzen hat, wird eine reiche Fülle von Tatsachen erläutert finden, die er schon kannte, ohne sie erklären oder gar nutzbar machen zu können. Und wer den guten Willen hat, zu solchem Verständnis zu kommen, wird reichlich Hilfe hierzu finden. Beiden wird es auch keine unüberwindliche Schwierigkeiten machen, sich in einen solchen neuen Stoff hineinzulesen.

Die Krankheiten und Beschädigungen unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen.

(Getreide, Hülsenfrüchte, Futter-Gräser und -Kräuter, Wurzelgewächse, Handelsgewächse, Gemüse- und Küchenpflanzen, Obstbäume, Beerenobstgewächse, Weinstock).

Eine Anleitung zu ihrer Erkennung und Bekämpfung für Landwirte und Gärtner.

Von Dr. O. v. Kirchner,
Professor der Botanik an der Kgl. württemb. landw. Hochschule Hohenheim.

2. vollständig umgearbeitete Auflage.

Preis gebunden ℳ 15.50.

Auszug aus Fühlings landwirtsch. Zeitung:

Die zweite Auflage des Kirchnerschen Werkes liegt nun vollständig vor. Wie wir bereits bei Besprechung der ersten Lieferungen betonten, besitzen wir kein Buch, das die sichere Orientierung auf dem weiten Gebiete der Pflanzenkrankheiten und Pflanzenbeschädigungen so leicht macht, wie das Kirchnersche. Die Feststellung der Ursachen beobachteter Beschädigungen ist mit Hilfe des Buches dem einigermaßen Erfahrenen nicht schwer und die Bekämpfungsmittel, die uns zur Verfügung stehen, sind bei den einzelnen Krankheiten u. s. w. ausführlich behandelt.

Der Bau der Biene.

Band III des Handbuches der Bienenkunde in Einzeldarstellungen.

Von Professor Dr. E. Zander,
Leiter der Kgl. Anstalt für Bienenzucht in Erlangen.

Mit 149 Abbildungen im Text und 75 Figuren auf 20 Tafeln größtenteils nach Originalen des Verfassers. — **Preis geb. Mk. 5.—.**

Leipziger Bienenzeitung, Leipzig, 1911 Nr. 5.

Was das Buch enthält, ist in langjähriger, ernster, wissenschaftlicher Arbeit gewonnen worden. Der Verfasser hat das Produkt seines Schaffens nicht lediglich gesammelt und kapitelweise aneinandergereiht, sondern ist jederzeit bemüht gewesen, die Wechselbeziehungen der einzelnen Organe nach einander aufzudecken und sie mit den entsprechenden Werkzeugen verwandter Tierformen in Vergleich zu stellen. Dem Verständnis kommen die im Text befindlichen 149 Abbildungen außerordentlich zu Hilfe; die 20 Tafeln photographische Aufnahmen, größtenteils nach Originalaufnahmen des Verfassers, stellen alles in den Schatten was bisher auf diesem Gebiete geleistet wurde.

99. Jordan, A. Notice sur diverses espèces négligées du genre Asphodelus comprises dans le type de l'Asphodelus ramosus de Linné. Bull. Soc. Bot. de France. T. 7. 1860. S. 722–740.
100. Klotz, H. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Keimblätter. Inaug.-Diss. Halle 1892.
101. Knerr, E. B. The propagation of Erythronium. Transact. Kansas Acad. of Sc. Vol. 15. 1898. S. 73—75.
102. Knothe, E. Vergleichende Anatomie der unbenetzbaren Blätter. Inaug.-Diss. Heidelberg 1902.
103. Koch, H. P. G. Om Jordbundens Indflydelse paa Afaendringer af Gagea stenopetala og Gagea lutea. Bot. Tidsskrift. Bd. 5, 1872. S. 194.
104. Krasan, F. Studien über die periodischen Lebenserscheinungen der Pflanzen, im Anschlusse an die Flora von Görz. Abh. d. k. k. zool.-bot. Gesellsch. Wien. Bd. 20. 1870. S. 265—366.
105. Levier, E. Les tulipes de l'Europe. Bull. Soc. Sc. Nat. Neufchâtel. Vol. 14. 1884. S. 201—312.
106. — — Néotulipes et paléotulipes. Malpighia, vol. 8. 1894. S. 401—423.
107. Loebel, O. Anatomie der Laubblätter, vorzüglich der Blattgrün führenden Gewebe. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 20. 1889. S. 38–77.
108. Loew, E. Ueber den Blühvorgang von Colchicum autumnale L. und C. byzantinum Ker-Gawl. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. Bd. 26. 1907. S. 1—18.
109. — — Der Sproßaufbau und die damit zusammenhängenden Lebenseinrichtungen von Allium Victorialis L. Verh. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 50. Jahrg. 1908. S. 1—16.
110. — — Der Sproßaufbau und die damit zusammenhängenden Lebenseinrichtungen der mitteleuropäischen Allium-Arten. Daselbst. S. 52 - 68.
111. Löffler, H. Die Verschlußvorrichtungen an den Blütenknospen bei Hemerocallis und einigen anderen Liliaceen. Abh. a. d. Gebiet d. Naturw. herausg. v. d. Naturw. Ver. Hamburg. Bd. 18. 1903. S. 113—123.
112. Ludwig, F. Ueber das Vorkommen von zweierlei durch die Blüteneinrichtung unterschiedenen Stöcken beim Maiblümchen, Convallaria majalis L. Deutsche botan. Monatsschrift, 1883. S. 106.
113. Marcello, L. Sessi nel genere Ruscus. Bull. Orto Botanico Napoli. Vol. 1, fasc. 4, 1903. S. 402—403.
114. Massart, J. La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 1894. S. 150.
115. — — Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. — Comment les plantes vivaces sortent de terre en printemps. — Comment les jeunes feuilles se protègent contre les intempéries. — Bull. Jard. bot. de l'Etat à Bruxelles. Vol. 1, fasc. 4. 1903.
116. Mattei, G. E. I tulipani di Bologna. Malpighia, vol. 7. 1893. S. 15–58.
117. Meigen, F. Die Vegetationsorgane einiger Stauden. Inaug.-Diss. Marburg 1887.
118. Meyer, Arthur. Beiträge zur Kenntnis pharmazeutisch wichtiger Gewächse. IV. Über Veratrum album L. und V. nigrum L. Archiv der Pharmazie. Bd. 220. 1882. S. 81—101.
119. Mirbel-Brisseau, Ch. F. Observations sur la germination de l'oignon et de l'asperge. Mém. du Muséum, t. 13. 1809. S. 156.
120. — — Nouvelles recherches sur les caractères anatomiques et physiologiques qui distinguent les plantes monocotylédonées des plantes dicotylédonées. Mém. du Museum, t. 13. 1809.
121. Müller, L. Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. Nova Acta Leop-Carol. Akad. d. Naturf. Bd. 59. Nr. 1. Halle 1893.

122. Müller, P. Om Regnormenes Forhold til Rhizomplanterne, isaer i Bögeskove. Oversigt over det Kgl. danske Vidensk. Selsk. Forhandlinger. 1894. S. 49—101.
123. Nägeli, O. und Thellung, A. Die Flora des Kantons Zürich. 1. Teil: Die Ruderal- und Adventivflora des Kantons Zürich. Vierteljahrsschr. Naturf. Gesellsch. Zürich. 50. Jahrg. 1905. S. 225—305.
124. Nawaschin, S. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. de l'Acad. Imp. d. sc. de St. Pétersbourg. Vol. 9. 1898. S. 377.
125. Němec, B. Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. 36. 1901. S. 80—178.
126. Oetker, A. Zeigt der Pollen in den Unterabteilungen der Pflanzenfamilie der Liliaceen charakteristische Unterschiede? Inaug.-Diss. Freiburg i. B. 1888.
127. Overhage, K. Anatomische Untersuchungen und Keimungsgeschichte der Samen von Canna und Musa nebst Bemerkungen über einige verwandte Samen. Inaug.-Diss. Erlangen 1888.
128. Overton, E. Beitrag zur Kenntnis der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. Zürich 1891.
129. Pampanini, R. Fioriture invernali. Nuovo Giorn. Bot. Ital. N. S. Vol. 13. 1906. S. 207—208.
130. Pandiani, A. I fiori e gli insetti. Osservazioni di staurogamia vegetale fatte sulla flora dei dintorni di Genova. Genova 1904.
131. Parlatore, Th. Note sur quelques faits d'organographie observés dans les plantes monocotylédonées. Bull. Soc. Botan. de France. T. 1. 1854. S. 277—279.
132. Pascher, A. Übersicht über die Arten der Gattung Gagea. Sitzungsber. Ver. Lotos Prag. Bd. 24. 1904. S. 111—133.
133. — — Neue Arten und Varietäten der Gattung Gagea. Fedde's Repertorium novarum specierum regni vegetabilis. Fasc. 1. 1905. S. 190—196.
134. Paulin, A. Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsverhältnisse Krains. 1. Heft. Laibach 1901.
135. Pax, F. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. Leipzig 1898
136. Pfeffer, W. Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873.
137. Ponzo, A. L'autogamia nelle piante fanerogame. Sec. contrib. Nuovo Giorn. Botan. Ital. N. S. Vol. 12. 1905. S. 590—605.
138. Puel, T. Erythronium dens canis. Bull. Soc. Botan. de France. T. 8. 1861. S. 633.
139. Radde, G. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern von der unteren Wolga über den Manytsch-Scheider bis zur Scheitelfläche Hocharmeniens. Leipzig 1899.
140. Raunkiär, C. Comment les plantes géophytes à rhizome apprécient la profondeur où se trouvent placés leurs rhizomes. Ac. Roy. Sc. et Lettres Danemark. Bull. de l'année 1904. Copenhague 1904. S. 329—349.
141. — — Types biologiques pour la géographie botanique. Bull. de l'Ac. d. sc. Danemark. 1905.
142. Regel, E. Alliorum adhuc cognitorum Monographia. Petropolis 1875.
143. — — Allii species Asiae centralis, in Asia media a Turcomania desertisque Aralensibus et Caspicis usque ad Mongoliam crescentes. Petropolis 1887.
144. Reinke, J. Die Assimilationsorgane der Asparageen. Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 31. 1897. S. 207—272.
145. Rimbach, A. Über die Tieflage unterirdisch ausdauernder Pflanzen. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 14. 1896. S. 164—168.
146. — — Lebensverhältnisse des Allium ursinum. Das., Bd. 15, 1897. S. 248—251.
147. — — Biologische Beobachtungen an Colchicum autumnale. Das., Bd. 15, 1897. S. 298—302.

148. Rimbach, A. Über Lilium martagon. Das., Bd. 16. 1898. S. 104—110.
149. — — Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Das., Bd. 17. 1899. S. 18—35.
150. Rothert, W. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Differenzen im primären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Phanerogamen. Dorpat 1885.
151. Royer, Ch. Sur le tubercule du Colchicum autumnale. Bull. Soc. Botan. de France. T. 29. 1882. S. X—XII.
152. Sachs, J. Über die Keimung von Allium Cepa. Botan. Zeitung. Bd. 21. 1863. S. 57—62 u. 65—70.
153. Saint-Pierre, G. de. Structure des tiges chez les végétaux monocotylés; observations puisées dans l'étude de la germination des espèces du genre Tulipa. Bull. Soc. Botanique de France. T. 2. 1855. S. 159—162.
154. — — Germination du Dioscorea Batatas comparée à celle du Tamus communis et de l'Asparagus officinalis. Daselbst, T. 4. 1859. S. 577.
155. — — Tableau analytique d'une classification morphologique des organes souterrains de la végétation. Daselbst, T. 17. 1870. S. 127—131.
156. Sargant, E. Direct nuclear division in the embryo-sac of Lilium Martagon. Ann. of Botany. Vol. 10. 1896. S. 107—108.
157. — — The formation of sexual nuclei in Lilium Martagon. Daselbst, vol. 10. 1896. S. 445—477. Vol. 11. 1897. S. 187—224.
158. — — A new type of transition from stem to root in the vascular system of seedlings. Daselbst, vol. 14, 1900. S. 633.
159 — — A theory of the origin of Monocotyledons, founded on the structure of their seedlings. Daselbst, vol. 17. 1903. S. 1—22.
160. Schacht, H. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. Flora, Bd. 36. 1851. S. 456—472.
161. Scharfetter, R. Die Liliaceen Kärntens. Verhandl. der k. k. zool.-botan. Ges. Wien. Bd. 56. 1906. S. 435.
162. Schlicht, A. Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen. Inaug.-Diss Berlin 1889.
163. Schlickum, A. Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotylen. Bibliotheca botanica, Heft 35. Stuttgart 1896.
164. Schniewind-Thies, J. Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897.
165. Scholz, E. Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Asparagus officinalis. Festschr. d. Schottenfelder k. k. Realschule. Wien 1901.
166. Schulz, A. Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit. Jena 1894.
167. — — Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen Phanerogamenflora und Pflanzendecke der skandinavischen Halbinsel und der benachbarten schwedischen und norwegischen Inseln. Stuttgart 1900.
168. Schulze, R. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen. Englers Jahrbücher, Bd. 17. 1893. S. 295—394.
169. Schulze, W. Morphologie und Anatomie der Convallaria majalis L. Bonn 1899.
170. Schumann, K. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890.
171. — — Sproß- und Blütenentwicklung von Paris und Trillium. Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. 11. 1893. S 153—175.
172. — — Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Jena 1904.
173. Schwendener, S. Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874.
174. — — Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wissensch. Berlin 1882.

175. Scotti, L. Contribuzioni alla biologia fiorale delle Liliiflorae. Annali di Botanica, vol. 2. 1905. S. 493—514.

176. Seignette, A. Recherches sur les tubercules. Revue gén. de Botanique. Vol. 1. 1899. S. 415 ff.

177. Sendtner, O. Die Vegetations-Verhältnisse Südbayerns. München 1854.

178. — — Die Vegetations-Verhältnisse des Bayerischen Waldes. München 1860.

179. Sernander, R. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. K. Sv. Vetensk.-Ak. Handlingar. Bd. 41. Nr. 7. 1906.

180. Simon, E. Contribution à l'étude du genre Asphodelus. Bull. Soc. Botan. des Deux-Sèvres. 1901.

181. Snow, Julia W. The conductive tissue of the Monocotyledonous plants. Inaug.-Diss. Zürich 1893.

182. Solms-Laubach, H. Graf zu. Weizen und Tulpe. Leipzig 1899.

183. Steinbrink, C. Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Inaug.-Diss. Bonn 1873.

184. Tavel, F. v. Die mechanischen Schutzvorrichtungen der Zwiebeln. Berichte d. D. Bot. Gesellsch. Bd. 5. 1887. S. 438—458.

185. Tschirch, A. Beiträge zur Physiologie und Biologie der Samen. Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Ges. zu Davos. 1890. S. 260.

186. — — Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben. Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. 9. 1891. S. 143—183.

187. Van Tieghem, Ph. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Mém. Acad. des Sc. de l'Institut Imp. de France. T. 21. 1867. S. 101—108.

188. — — Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence de Danaë, Ruscus et Semele. Bull. Soc. Botan. de France. T. 31. 1884. S. 81—90.

189. Velenovsky, J. Zur Deutung der Phyllocladien der Asparageen. Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. 15. 1903. S. 257—263.

190. — — Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905—1910.

191. Verlot, J. Sur l'Asphodelus ramosus. Grenoble 1858.

192. Vines, J. H. and Green, J. R. The reserve protein of the Asparagus root. Proceed. Roy. Soc. London. Vol. 52. 1892. S. 130—132.

193. Vöchting, H. Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882.

194. — — Über Zygomorphie und deren Ursachen. Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 17. 1886. S. 297—346.

195. Vogler, P. Die Variabilität von Paris quadrifolia L. in der Umgebung von St. Gallen. Flora, Bd. 92. 1903. S. 483—489.

196. Warming, E. Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Den Naturhistoriske Foren. Festskr. 1884.

197. Wiegand, K. M. The development of the microsporangium and microspores in Convallaria and Potamogeton. Botan. Gazette. Vol. 28. 1899. S. 328—359.

198. Willkomm, M. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. Leipzig 1896.

199. Winter, A. P. Zur Naturgeschichte der Zwiebel von Erythronium dens canis L. Österr. botan. Zeitschr. Bd. 47. 1897. S. 331—335.

200. Wirtgen, Ph. Über abnorme Formen der Gagea arvensis. Flora, Bd. 21. 1838. S. 350—351.

201. — — Über die abnormen Bildungen der Gagea, namentlich der Gagea arvensis. Das., Bd. 29. 1846. S. 353—368.

202. Wydler, H. Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. Mitteil. d. Naturf. Ges. Bern aus dem Jahre 1872. Bern 1873. S. 82—121.

1. Unterfamilie. Melanthioideae.

1. Gattung. Tofieldia Huds., Torflilie.

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

1. Tofieldia calyculata Wahlb. 2. T. palustris Huds.

Die beiden in unserem Gebiet vertretenen Arten von *Tofieldia* bewohnen Grasbestände, in deren Decke sie sich mit kurzer, von hinten her absterbender Grundachse einfügen, um aus dieser alljährlich oberirdische Triebe mit zweizeilig gestellten Laubblättern und beblätterten Stengeln mit endständiger, traubiger Inflorescenz zu entwickeln. Beide Torflilienarten sind ursprünglich Gebirgspflanzen[1]), doch unterscheiden sie sich dadurch, daß *T. palustris* Huds. (= *T. borealis* Wahlb.) sich vorzugsweise dem hochalpinen und arktischen Klima angepaßt hat, während *T. calyculata* Wahlb. eine gewisse Vorliebe für warmen, besonnten Boden und eine längere Dauer der Vegetationszeit erwarb und von ihren Gebirgsstandorten sporadisch auch in die Torfmoore und Wiesen der Niederung hinabsteigt.

Dieser Unterschied erhellt vor allem aus der geographischen Verbreitung[2]) der beiden in Rede stehenden Species. *T. palustris* hat zunächst ein arktisch-boreales, von Grönland (bis 83 ⁰ n. Br.) (1, S. 78—79) und Spitzbergen über die nördlichsten Teile sowohl Eurasiens als Nordamerikas übergreifendes Wohngebiet, dessen Südgrenze in Europa von Island und N. W. York in England[3]) über die norwegischen Fjelde, das nördliche Schweden, Finnland und Rußland bis zum Ural im Gouvernement Perm[4]) zwischen 59. und 62. ⁰ n. Br. verläuft. Getrennt von diesem nordischen Areale besiedelt die Pflanze auch Matten und feuchte Felsgehänge der Hochalpenregion bis zur Schneegrenze; es erstreckt sich dies alpine Gebiet von dem Dauphiné durch die Alpen des Ober-Wallis (z. B. bei Zermatt), des Berner Oberlandes, des Oberengadins[5]) und Tirols bis Oberösterreich, Steiermark und Kärnten. Hier überall bewohnt *T. palustris* vorzugsweise einen Höhengürtel zwischen 1800—2600 m und ist deshalb nach Christ (**19**, S. 425) als glaziale Charakterpflanze zu betrachten, die sich gern den niedrigen Rasen von *Kobresia*, *Juncus arcticus* und *J. triglumis* beimischt. In den deutschen Hochgebirgen ist sie auf einige Standorte oberhalb Partenkirchen und Berchtesgaden beschränkt, wo sie neben *Carex firma*, *Dryas octopetala* u. a. auf trockenen kurzbegrasten Wiesen mit Kalk- oder Kalkmergelunterlage von Sendtner (176, S. 880) und Caflisch[6]) angegeben wird. Eine ehemalige ausgedehntere Verbreitung der Pflanze geht aus einem am Fuße der Südkarpaten gemachten Funde Staubs (nach 135) hervor, der ihre Früchte in der Schiefer-

---

[1]) Die Gattung *Tofieldia* findet nach Franchet in Japan und auf den Hochgebirgen Ost-Tibets den Höhepunkt ihrer Entfaltung (nach Diels, Die Flora von Zentral-China. Englers Bot. Jahrb. Bd. 29, 1900. S. 239).

[2]) Bei den Verbreitungsangaben sind hier wie bei allen folgenden *Liliaceen* die kritisch gesichteten Zusammenstellungen in der Synopsis von P. Ascherson und P. Graebner benutzt; doch wurden überall auch anderweitige Angaben zur Vervollständigung des ökologischen Gesamtbildes herangezogen.

[3]) Watson, H. C. Topographical Botany. London 1883. S. 408.

[4]) Nach Kriloff, s. Botan. Jahresber. 1878, 2. Abt. S. 899.

[5]) Vgl. Christ (**19**, S. 275, 347, 350, 372, 374) und Brockmann-Jerosch. Die Flora des Puschlav. Leipzig 1907. S. 100.

[6]) Caflisch, Exkursionsflora für das südöstliche Deutschland, S. 313.

kohle Feleks südlich von Hermannstadt zugleich mit Resten von *Betula nana*, *Salix myrtilloides*, *Dryas octopetala* und andern Glazialpflanzen auffand. In Nordamerika schreitet *T. palustris* von Alaska, der Baffinsbai und Labrador südwärts bis an die Küste des Lake Superior und die kanadischen Rocky Mountains [1]) vor. An den hochalpinen Standorten tritt neben *T. palustris* zugleich eine ihr habituell sehr ähnliche niedrigwüchsige Hochgebirgsform von *T. calyculata*, die var. *glacialis* Rchb., auf, die z. B. im Wallis zwischen 1700 und 2600 m beobachtet wurde, aber auch in den Tiroler Bergen nicht fehlt (4, S. 6 u. 7). Im übrigen ist die geographische Verbreitung von *T. calyculata* eine wesentlich andere als die der verwandten Hochgebirgsart. Sie bewohnt zwar auch Matten und Torfmoore der ganzen zentraleuropäischen Alpenkette, dringt aber westwärts über den französischen Jura bis in die Sumpfwiesen der Pyrenäen [2]) sowie Cataloniens [3]), und ostwärts von den Alpen der Schweiz und Österreichs über die Karpaten (135) bis in die Hochalpen Bosniens (12) vor. Auffallend ist auf den Gebirgsstandorten der Pflanze ihre Anpassungsfähigkeit sowohl an ausgesprochen trockene als feuchte, von Quellen überrieselte Bodenunterlage; so beobachtete sie Loew z. B. auf den Voralpenbergen des Algäu bei Oberstdorf teils auf dürren, durch *Nardus stricta* gekennzeichneten Viehweiden, teils auf quelligen Matten in Gesellschaft von *Pinguicula vulgaris* [4]) und *Carex Oederi* — an beiden Stellen in annähernd gleicher Häufigkeit. Von den Alpen und Karpaten steigt sie über die Mittelgebirge und Hügellandschaften von Baden, Württemberg, Bayern, Böhmen, Mähren, Schlesien, Thüringen und Sachsen mit immer mehr sporadisch werdenden Standorten bis in das norddeutsche Tiefland hinab und erreicht hier ungefähr an der Linie Belzig-Berlin-Eberswalde-Meseritz-Czarnikau-Tuchel-Schubin-Bromberg-Thorn-Ostpreußen (73, S. 43) eine deutliche Norwestgrenze, indem sie dem Heidegebiet westlich von der Elbe fernbleibt und hier durch das verwandte *Narthecium ossifragum* abgelöst wird. Ostwärts von der deutschen Grenze findet das Ebenenareal seine direkte Fortsetzung in den russischen Ostseeprovinzen (Livland, Estland) nebst einigen vorgeschobenen Posten auf den Inseln Ösel, Moon und Gottland, sowie südostwärts durch Polen [5]), die Gouvernements Mohilew und Kiew, bis Wolhynien und das südrussische Steppengebiet um Charkow. Charakteristisch für die allgemein-europäische Verbreitung der Pflanze ist somit ihr Fernbleiben von fast ganz Nordwesteuropa (Großbritannien, größter Teil Frankreichs, nordwestdeutsches Heidegebiet, Dänemark und Skandinavien) und ebenso auch vom Mediterrangebiet, das sie nur in einigen südalpinen Ausstrahlungen, z. B. bei Görz am Isonzoufer [6]) berührt. Ob die so scharf ausgesprochene NW-Grenze auf klimatische Ursachen oder historische Ausbreitungs- und Einwanderungsverhältnisse [7]) zurückzuführen ist, läßt sich schwer entscheiden. Als

---

[1]) Nach Macoun, Canadian Plants. T. 4, S. 43.

[2]) Vgl. G. Gautier, Catalogue rais. de la Flore des Pyrénées orientales. Perpignan 1897. S. 415. — Lit. 198, S. 67.

[3]) Nach Botan. Jahresber. 1882, 2. Abt. S. 492.

[4]) Ein ähnliches Vorkommen von *T. calyculata* an überrieselten Stellen (in Gesellschaft von *Pinguicula* und *Parnassia*) erwähnt Pax (135, s. 132) von den Zentralkarpaten Auch H. Brockmann Jerosch (a. a. O. S. 100) beobachtete im Puschlavtale die Pflanze nur an „sumpfigen, quelligen Orten“.

[5]) Nach Rostafinski, Florae Polon. Prodr. S. 168.

[6]) Pospichal, Flora des Österreichischen Küstenlandes. Bd. 1.

[7]) Vgl. über die Bedenken, die der Annahme klimatischer Ursachen für Pflanzen mit NW-Grenze innerhalb des mitteleuropäischen Tieflandes entgegenstehen, die Auseinandersetzungen von August Schulz in den „Grundzügen zu einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgang der Tertiärzeit“ (Jena

Steppenpflanze — wie dies E. H. L. Krause[1]) wegen der NW-Grenze und wegen ihres Zusammenvorkommens mit Pflanzen wie *Adonis vernalis* auf Gottland annimmt — kann *T. calyculata* nach den eben geschilderten Verbreitungs- und Standortsverhältnissen keinesfalls gelten, wenn sie auch das atlantische Gebiet meidet und an vielen Niederungsstandorten mehr den Eindruck eines xerophilen als eines hygrophilen Gewächses macht.

Die Anpassungsfähigkeit von *T. calyculata* an spärliche ebenso wie an reichliche Bewässerung zeigt sich deutlich an den ungleichen Habitusformen der Pflanze je nach der Bodenunterlage. Sie nimmt auf trocknen Mooren in der Regel einen niedrigen, kleinblättrigen Wuchs mit kürzerer, meist kopfiger Inflorescenz (var. *capitata* Hoppe) an, während sie auf grasreichen, feuchten Wiesen üppigere Blattentwicklung und einen verlängert-lockeren Blütenstand aufweist (var. *collina* Hoppe) — ein Unterschied, der naturgemäß zugleich durch ungleiche Ernährungsverhältnisse an den beiderlei Standorten bedingt ist. Auch ein bisweilen beobachtetes Ästigwerden des Blütenstandes[2]) steht wohl mit überreichlicher Ernährung im Zusammenhang.

Bei der ökologischen Gesamtcharakteristik von *Tofieldia* ist hier noch auf die eigentümlichen Belichtungs- und Transpirationseinrichtungen hinzuweisen, die in der Stellung und Ausbildung ihrer längs der Mitte zusammengefalteten „Klappblätter“ (s. unten) zum Ausdruck kommen.

Die Keimung von *Tofieldia* erfolgt nach Klebs (**101**, S. 575 f.) ähnlich wie bei *Typha*, *Triglochin*, *Juncus*-Arten, *Narthecium* u. a. (Typus 6). Der Kotyledon tritt mit knieförmiger Biegung aus der Samenschale hervor, frühzeitig wird an der Spitze der Wurzelanlage ein Kranz langer Wurzelhaare entwickelt, mit dem sich die junge Keimpflanze im Boden befestigt, die Spitze des Keimblattes saugt das Endosperm auf. Eine spezielle Keimungsgeschichte von *Tofieldia*, sowie eine Untersuchung ihrer Jugendform und ihrer Erstarkungszustände steht noch aus; doch darf bei der nahen Verwandschaft mit *Narthecium* wohl auf ähnliche Verhältnisse geschlossen werden, wie sie für die genannte Gattung Buchenau in ausgezeichneter Weise geschildert hat (vgl. unter *Narthecium*). Ökologisch bemerkenswert erscheint es, daß der Keimungsvorgang Züge aufweist, wie sie Sumpfgewächsen eigentümlich zu sein pflegen.

Auch die Wuchsverhältnisse der erstarkten *Tofieldia*-Pflanze erinnern vielfach an *Narthecium*. Sie wurden von Loew vorzugsweise an Gebirgsexemplaren von *T. calyculata* bei Oberstdorf im Algäu im Frühjahr 1906 untersucht; Irmisch (87, S. 122) und Wydler (202, S. 119—121) haben nur kurze Andeutungen über den Sproßaufbau der Pflanze mitgeteilt. Die meist schief aufsteigende oder auch streckenweise horizontal streichende, gelbbraune, etwa 2 mm dicke, stark gestauchte und ausdauernde Grundachse von *T. calyculata* erscheint durch die ringförmigen früheren Blattinsertionen undeutlich gegliedert. Da der einzelne alljährlich gebildete Sproßabschnitt 6—8, selten mehr Laubblättter zu entwickeln pflegt, setzen sich auch die Zuwachsstücke der Grundachse aus eben so vielen kurzen und durch die warzenförmig vorspringenden Bastfaserreste wie

---

1894), S. 43—47 und S. 83—87. Speziell für das Auftreten von *Tofieldia calyculata* auf Gottland nimmt Schulz an, daß die Vorfahren derselben dorthin während einer kalten Periode gelangt sind und ähnlich wie *Oxytropis campestris* „ihre ursprüngliche klimatische Anpassung völlig eingebüßt haben“ (167, Anm. 54).

[1]) Floristische Notizen. Botan. Centralbl., Bd. 77. 1899. S. 257.

[2]) Fritsch, C., Abnorme Inflorescenzen verschiedener Monocotylen. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. 40. 1890. Sitzb. S. 5.

punktiert erscheinenden Internodien zusammen (Fig. 113, bei I u. II). Weiter fallen an der Grundachse kurze, dick scheibenförmige, mit zahlreichen langen Faserresten vorjähriger Blätter besetzte und unterwärts wurzeltragende Sproßstücke auf, die von älteren, einst blütentragenden Trieben herrühren und deren abgestorbene Basalteile darstellen, während die angrenzenden Rhizomstücke noch lebensfähig geblieben sind. An dem in Fig. 113 abgebildeten, etwa 19 mm langen Sproßverband sind 2 solche scheibenförmige Basalteile (bei B) sichtbar. Sie sind hier 3—4 mm lang und 2 mm dick, sitzen den in den Vorjahren gebildeten Infloreszenzteilen der Grundachse auf und haben (1904—1905) ebenso wie die lebensfähigen Sproßbasen (vom Jahre 1906) unterseits einen Kranz von



Fig. 113. *Tofieldia calyculata.*
Sproßverband einer alten Pflanze; I, II, III, IV aufeinander folgende Sproßgenerationen; B scheibenförmige Basalreste; F Fasern; N Nebenwurzeln. Nat. Gr. (Orig. nach Skizzen von Loew.)

Nebenwurzeln getrieben. Mit Hilfe dieser Wurzelansatzstellen lassen sich die den einzelnen Jahren entsprechenden Zuwachsstücke der Grundachse leicht abschätzen. Aus den fortwachsenden, der Bodenoberfläche genäherten Rhizomspitzen treten alljährlich teils blühbare Triebe mit oberwärts gestreckter Achse, teils vegetative, nur lange Blattbüschel produzierende Kurztriebe über die Erde. Erstere beginnen unten mit einem Büschel dicht übereinander eingefügter, streng zweizeilig angeordneter „reitender“ Laubblätter von Scheidenform, über ihnen folgen an der gestreckten Achse noch einige wenige kürzere und allmählich

in die Blütentragblätter übergehende, ebenfalls zweizeilig angeordnete Stengelblätter; den Abschluß bildet dann die kopfige oder zylindrische Blütenähre. Diese floralen Triebe sterben im Herbst und Winter nach dem Blühen und Fruchten bis auf die erwähnten, an der fortwachsenden Grundachse stehen bleibenden Basalscheiben ab. Die Verjüngung erfolgt, wie bei *Narthecium*, durch



Fig. 114. *Tofieldia calyculata.*
Sproßverhältnisse einer alten Pflanze; I, II, III aufeinander folgende Sproßgenerationen; A und B Blätter mit entwickelten Achselsprossen; Al ein Ausläufer; F Fasern; N Nebenwurzeln. Nat. Gr. (Orig. nach Skizzen von Loew.)

Seitensprosse, die in den Achseln der jeweilig jüngeren Laubblätter an den jährlichen Zuwachsstücken der Muttersprosse als Knospen angelegt wurden, und zwar treten in der Regel 2 Verjüngungsknospen (Erneuerungsknospen) dicht übereinander in 2 aufeinander folgenden Blattachseln auf (Fig. 114), so dass in späteren Stadien die aus diesen Knospen hervorgegangenen Sprosse gegenständig zu sein scheinen. Im normalen Fall (Fig. 114) wachsen die an der Basis blüh-

barer Triebe angelegten Knospen im Folgejahr zu bloß vegetativen Trieben aus, die dann die Grundachse nach zwei entgegengesetzten Seiten fortsetzen. Man findet daher nicht selten Rhizomverbände, die ein hinteres absterbendes Ende nicht erkennen lassen, sondern von dem ihnen in der Mitte aufsitzenden abgedorrten Basalstück aus nach zwei Seiten hin neue Rhizomzuwachsstücke zweiter Generation mit frischen Trieben aussenden (Fig. 114). Die rein vegetativen Sprosse haben eine gestaucht bleibende Achse (Fig. 113, 114), an der die langscheidigen Laubblätter angeheftet sind. Ausnahmsweise können die Seitensprosse schon in demselben Jahre zu Blütensprossen auswachsen, wie der Terminalsproß; in diesem Fall wird ein zweites Blühen der Pflanze — etwa im August — veranlaßt, während die Entwicklung des floralen Haupttriebes in den bayerischen Voralpen schon im Juni beendet zu sein pflegt. Der Sproßaufbau von *Tofieldia* ist nach dem geschilderten Verhalten als sympodial zu bezeichnen; jedoch wachsen vor dem Blühen die Sprosse durch eine zwischen den Basalscheiden ihrer der Länge nach zusammengefalteten Laubblätter verborgene und im Winter durch deren absterbende Reste geschützte Endknospe zunächst monopodial weiter und fügen dadurch der Grundachse alljährlich neue Ersatzstücke von ca. 5 mm Länge zu.

Welche Zeit der Einzelsproß durchschnittlich bis zur vollen Blühbarkeit erfordert, konnte Loew nicht mit vollkommener Sicherheit ermitteln; in der Regel scheint die Entwicklung von der ersten Anlage bis zum Blühen mindestens 2—3 Jahre zu beanspruchen. An der Basis der oberirdischeu frischen Triebe findet man ausnahmslos die langfaserigen Reste (Baststränge) vorjähriger Laubblätter, so wie ebenso regelmäßig einen Kranz kurzer, frisch hervorgetretener und daher weiß erscheinender Nebenwurzeln, wogegen die bis zu einer Länge von 10—12 cm auswachsenden, verzweigten und oft horizontal streichenden älteren Nebenwurzeln gebräunt sind und allmählich absterben. Diese alljährliche Erneuerung des Wurzelsystemes an den fortwachsenden Spitzen der Grundachse gewährt der Pflanze ein Mittel, ihre schräg aufsteigenden jungen Rhizomteile stets von neuem in die Erde hinab zu ziehen und sie darin in ungefähr gleichem Niveau zu erhalten.

Außer den zur Erzeugung des Sproßsystemes unbedingt erforderlichen Verjüngungsknospen können auch Vermehrungsknospen in den Achseln älterer Laubblätter angelegt werden, die zu mehr gestrecktgliedrigen Ausläufern heranwachsen (Fig. 114 bei Al). Es geschieht dies nicht regelmässig, sondern nur ab und zu im Zusammenhang mit den besonderen Standortsbedingungen, namentlich auf feuchtem Boden. Auch jeder scheibenförmige Basalrest scheint infolge der an seinem Grunde angelegten Knospen diese nach längerer Ruhezeit noch zum Austreiben bringen zu können, da auch Reservestoffe in hinreichender Menge in dieser fast knollenartigen Bildung aufgespeichert zu sein pflegen. Die Sproßglieder der etwa 9—16 mm langen Ausläufer sind gestreckt und dünner als die der normalen Stauchlingssprosse der Grundachse; eigentliche Niederblätter werden von ihnen ebenso wenig gebildet wie von den übrigen Achsenteilen der Pflanze. Sie bedürfen wohl immer einer mehrjährigen Entwicklung, um zum Blühen zu gelangen. So war der in Fig. 114 dargestellte Ausläufer im Jahre 1904 als Achselsproß eines damals blühenden Triebes angelegt, hatte im folgenden Jahre einige gestreckte, bis 4 mm lange Stengelglieder gebildet, deren Blätter noch an Faserresten (bei F) erkennbar sind, und entwickelt beim letztjährigen Laubtriebe (von 1906) sechs frische, aber noch immer auffallend kurze und schmächtige Scheidenblätter. Auch solche Ausläufer bewurzeln sich unterhalb ihres Laubbüschels durch einen Kranz von Nebenwurzeln und lösen sich unter Absterben der dünnen Verbindungsstücke zuletzt von der Mutterpflanze los, um zu selbständigen Pflanzen heranzuwachsen. Diese Einrichtung bildet ein vorzügliches

Mittel zur vegetativen Ausbreitung und Wanderung, die auf nassem Boden wohl ausgiebiger erfolgt als auf dürrem. Ein solches herabgeschobenes, an der Basalknolle anhaftendes Rhizomstück ist in Fig. 115 dargestellt.

Die morphologischen Verhältnisse in Aufbau und Bildung der Blätter bieten eigenartige Züge dar, die in gleicher Weise auch bei *Narthecium* und bei *Iris*-Arten wiederkehren. Ihre zweizeilig-reitende Stellung wurde bereits erwähnt. Längs der Mittellinie sind sie derart zusammengeklappt, daß sie eine rechte und linke Flanke, sowie eine Ober- und Unterkante darbieten, von denen erstere der Achse zugekehrt wird. Dabei fallen stets die Blätter der Seitensprosse in die gleiche Ebne mit denen des Muttersprosses, und hierdurch kommt ein charakteristischer bifazialer Habitus der rasenförmig aneinander schließenden Sproßverbände zustande. Das einzelne schwertförmig gestaltete und scharf zugespitzte Blatt entwickelt am Grunde eine breithäutige, weiß gefärbte und offene Scheide, die allmählich in die grüne zusammengefaltete Spreite übergeht. Die Flanken der

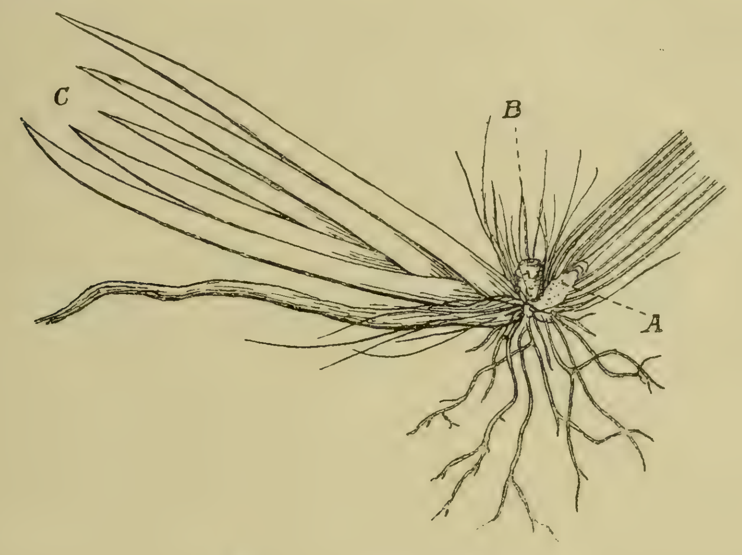


Fig. 115. *Tofieldia calyculata.*
Basalrest B eines abgegliederten Sprosses neben der Endknospe A des Rhizomes und mit einem Seitensproß C in der Achsel eines abgestorbenen Blattes. 2 : 1.
(Orig. nach Skizzen von Loew.)

letzteren verschmelzen oberwärts zu einer einzigen Platte, an deren Oberkante eine dunkle Grenzlinie der beiden Blatthälften sichtbar bleibt. An den laubigen Seitensprossen wird das erste, kurze und rudimentäre Blatt der Achse zugewendet, das ihm zunächst folgende zweite steht genau vor dem ersten (170, S. 146). Die weiter nach oben folgenden Blätter nehmen an Größe zu, während am blühenden Sproß die stengelständigen Blätter spitzenwärts kleiner werden. Wegen der Stellung der Blätterbüschel gleicht ein *Tofieldia*-Rasen an seinem natürlichen Standort einem doppelseitig flachen, zugeschärften Keil, der sich zwischen die andern grasartigen Bewohner z. B. einer alpinen Matte einschiebt und sie durch seine gradlinig fortschreitende Wachstumsart auseinanderdrängt. Auf diese Weise vermag sich die Pflanze auch in einer sehr dicht gewebten Decke von *Gramineen* oder *Cyperaceen* noch Platz zu schaffen. Auch auf schmalen, von Moosen oder Kleingräsern besiedelten Felsspalten, desgleichen in Rieselungsfurchen, die von

Felsgeröll überschüttet werden, ist jenes keilartige Wachstum für die Sproßverbände beider *Tofieldia*-Arten bei Eroberung und Behauptung geeigneter Standquartiere sicher von einer gewissen Bedeutung.

Die Wuchsverhältnisse von *T. palustris* stimmen nach den von Loew an Material aus der nächsten Umgebung des Morteratschgletschers bei Pontresina ausgeführten Untersuchungen nicht völlig mit denen von *T. calyculata* überein. Abgesehen von dem niedrigen Wuchs, dem blattlosen Blütenstengel und einigen andern, später noch zu besprechenden Blütenmerkmalen besitzt die nordisch-alpine Art dünnere, sehr undeutlich gegliederte Grundachsen, an denen braune, dickere, starre Faserreste der abgestorbenen Blätter und die weithin streichenden kräftigeren Nebenwurzeln auffallen; die von *T. calyculata* beschriebenen, an der Grundachse stehen bleibenden, knollig verdickten Basalstücke scheinen ganz zu fehlen.

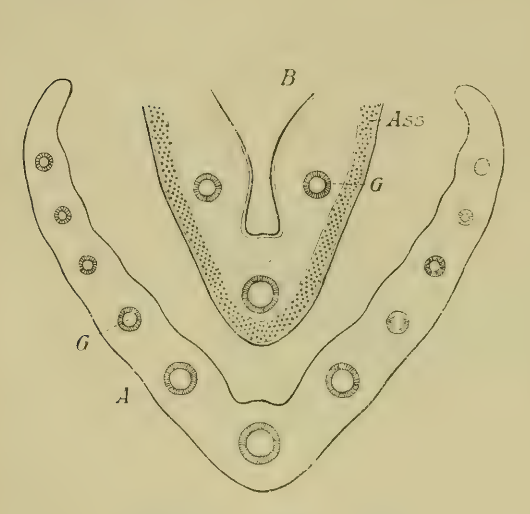


Fig. 116. *Tofieldia calyculata.* Blattquerschnitte, A in der Höhe der farblosen Scheide, B durch den unteren Teil der Spreite; G Gefäßbündel, Ass Assimilationsgewebe. 15 : 1. (Orig. nach einer Skizze von Loew.)

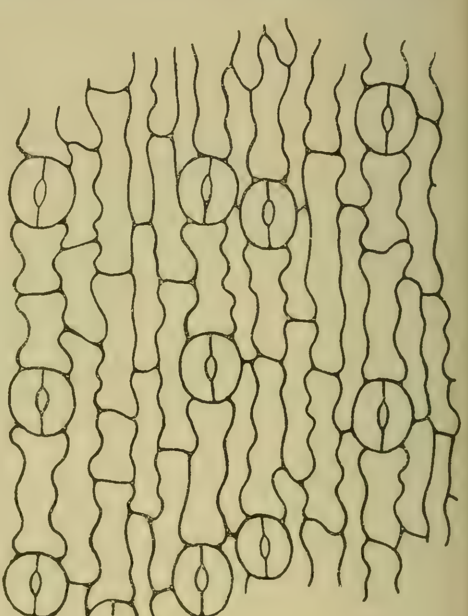


Fig. 117. *Tofieldia calyculata.* Epidermis von der Außenseite des Blattes. 165 : 1. (Orig. Dr. R. Kirchner.)

Über die anatomischen Verhältnisse von *Tofieldia* besitzen wir noch keine zusammenfassende Darstellung, doch hat R. Schulze[1]) (168) wenigstens einige der wichtigsten, für die *Melanthioideen* charakteristischen Struktureigentümlichkeiten angedeutet. Solche treten bei *Tofieldia* vorzugsweise im Bau der schwertförmigen Blätter hervor, deren Hälften oberwärts miteinander verschmolzen sind. Während die unteren Scheidenteile nur von einer einzigen Reihe von Gefäßbündeln — nach Loews Beobachtungen in der Regel 11 — durchzogen sind (Fig. 116 A), enthält die Spreite oberwärts 2 Reihen, die so orientiert sind,

[1]) Schulze bildet (in Fig. 18 auf Taf. VIII der zitierten Abhandlung) einen Querschnitt durch ein Blattgefäßbündel der ähnlich wie *Tofieldia* organisierten *Nietneria corymbosa* ab und gibt (a. a. O. S. 346) an, daß hier das Leptom „von einer Schicht behöftporiger Tracheïden“ begrenzt wird. Ähnlich scheint sich die Sache auch bei *Tofieldia* zu verhalten.

daß die Bündel der rechten und linken Flanke einander gegenüber stehen und ihre Holzteile nach innen gewendet werden. Das Assimilationsparenchym umzieht als ein 3—4schichtiger Zellengürtel die beiden Blattaußenflanken gleichförmig (Fig. 116 B); ebenso ist die kurzzellige Epidermis mit etwas gewellten Wandungen und ziemlich großen Spaltöffnungen, deren Spalten longitudinal gestellt sind, an beiden Blattseiten übereinstimmend ausgebildet (Fig. 117). An der Oberkante fehlt das chlorophyllführende Assimilationsparenchym und wird durch farbloses Wassergewebe ersetzt, in das auch die Gefäßbündel eingebettet sind. Für den histologischen Aufbau letzterer ist (168, S. 338) die Ausbildung „auffallend dickwandiger Elemente im Leptom" charakteristisch. Diese verdickten Elemente sind wohl als eine die Gefäßbündel umgebende Sklerenchymscheide aufzufassen, wie sie in ähnlicher Weise an den Blattbündeln von *Orchideen* (so bei *Cypripedilum*-Arten nach 174, Taf. V, Fig. 77) vorkommt. Besonders in den noch nicht blühbaren Laubtrieben, deren dicht aneinander und übereinander gefügte Blattscheiden oberhalb des gestauchten Achsenteils eine Art von Scheinstengel herstellen, dient der Sklerenchymmantel der Bündel offenbar als Festigungsorgan, da hier anderweitige mechanische Elemente innerhalb des zarten Saftparenchyms fehlen.

In der blühbaren Achse zeigt sich ein mechanischer Sklerenchym-Hohlzylinder von gewöhnlicher Ausbildung, der zwei unregelmäßig gelagerte Gefäßbündelkreise, einen äußeren von großen und einen inneren von kleineren Bündeln, umschließt (Fig. 118). Die Strangelemente sind im untern Teil der Achse vorwiegend konzentrisch (perihadromatisch) angeordnet.

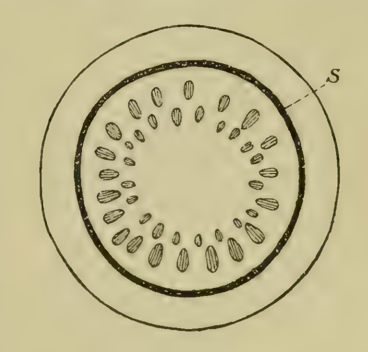


Fig. 118. *Tofieldia calyculata.* Querschnitt durch einen Blütenstengel; S Sklerenchym-Hohlzylinder. 40 : 1. (Orig. Loew.)

Die Grundachse unterscheidet sich vom Stengel vorzugsweise durch das Auftreten einer Endodermis, die jedoch in den Wurzeln noch stärker ausgeprägt ist. Bereits Schwendener (174, S. 56 f) hat auf den Unterschied hingewiesen, der in der Ausbildung der Endodermis zwischen *Tofieldia*, *Narthecium*, *Iris sibirica* u. a. im Gegensatz zu andern hygrophilen Pflanzen je nach Standort und Lebensweise hervortritt. Wachsen diese Pflanzen, wie es für die genannte Gruppe zutrifft, auf einer Unterlage, wo sie längeren Perioden der Trockenheit ausgesetzt sind, so entwickeln sie stark verdickte Endodermen, während Sumpfgewächse mit unterirdischen Organen, die in ein konstant weiches schlammiges Medium eingetaucht sind, wie die von *Typha*, *Sparganium*, *Sagittaria* u. a., dünnwandige oder schwach verdickte Endodermen haben. Bei *T. calyculata* (vgl. 174, Taf. V, Fig. 76) zeigen sich die Endodermiszellen fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt, und es darf daher dieses anatomische Merkmal als ein Beweis dafür angesehen werden, daß die genannte Pflanze in der Tat xerophile Anpassungen besitzt. Da aber ihre Keimungsart auch auf hygrophile Lebensverhältnisse hindeutet, stellt sie sich als ein ausgezeichnetes Verbindungsglied zwischen den beiden ökologischen Gruppen dar — eine Schlußfolgerung, die sich schon auf anderem Wege, aus der Betrachtung ihrer geographischen Verbreitung sowie ihrer Standortsverhältnisse auf quelligen Matten der Hochgebirge und auf trockenen Niederungswiesen, übereinstimmend ergeben hat.

Unter den Schutzmitteln der Pflanze verdient die Einrichtung der schon mehrfach erwähnten Klappblätter eine kurze Erläuterung. Hansgirg (66, S. 142) ordnet die Blätter dieser Gattung und ähnlicher Formen dem *Iris*-Typus der

sog. reitenden Blätter unter und erblickt in der dauernden Vertikalstellung einen wirksamen Schutz gegen zu intensive Beleuchtung, da sich die Blätter derart einstellen sollen, daß die Sonnenstrahlen immer nur die schmale Kante und nicht die breiten Blattflanken treffen. Diese Regel wird jedoch von *Tofieldia* an ihren natürlichen Standorten keineswegs inne gehalten, ihre flächenartigen Sproßverbände nehmen vielmehr zur Richtung des einfallenden intensivsten Lichtes alle möglichen Stellungen ein. Wahrscheinlich kommt es daher hier weniger auf phototaktische Beziehungen der Blätter, als auf Erhaltung ihres vom Assimilationsgewebe umschlossenen Wassergewebes in möglichst turgeszentem Zustande an. Nach dem anatomischen Befunde begrenzt dieses Gewebe die enge Längsrinne der Blattoberkante zwischen den beiden Blatthälften und liegt dementsprechend in einem vor unmittelbarer Bestrahlung und Austrocknung mehr oder weniger geschützten Raume, zumal angenommen werden darf, daß die Enge des Spaltes durch die Turgeszenz des Wassergewebes reguliert wird. Es scheint hier also eine Organisation vorzuliegen, wie sie für den Einfaltungsmechanismus an den Blättern mancher xerophilen Gräser, einiger *Juncus*- und *Luzula*-Arten in ähnlicher, wenn auch nicht vollkommen gleicher Ausbildung bekannt ist. Auch diese Blatteinrichtung würde, wenn sie sich bei näherer Untersuchung bewahrheitet, die xerophile Ausprägung von *Tofieldia* gut illustrieren.

Die Vertikalstellung des allseitig belichteten und hinsichtlich des Assimilationsgewebes zentrisch gebauten *Tofieldia*-Blattes kann auch als konverse Anpassung (im Sinne Stahls) gedeutet werden, wenn man die Pflanze als vorherrschend seitlich einfallenden Lichtstrahlen oder auch dauernd diffuser Beleuchtung ausgesetzt annimmt. Diese Bedingungen sind im hohen Norden durch den niedrigen Stand der Sonne und ebenso auch im Hochgebirge verwirklicht, wo oft Tage lang Nebel- und Wolkenschleier bei niederer Temperatur die Assimilationstätigkeit herabsetzen. Hier liegt insbesondere das Wohngebiet von *T. palustris*, und diese hat deshalb Jungner (89, S. 252—257) seinem von *Juncus trifidus* entnommenen Typus der zirkumpolaren Lichtblätter nebst einigen andern Pflanzen, wie *Narthecium*, *Cerastium trigynum*, *Saxifraga aizoides* u. a., an die Seite gestellt.

Der Blütenstand von *Tofieldia* wird an den floralen Endtrieben bereits im Herbst der dem Blühjahre vorausgehenden Vegetationsperiode als ein flachgedrückter, am Grunde von Hochblattscheiden umhüllter Vegetationskegel angelegt, an dessen Mantel die dicht gedrängten kreisförmigen Blütenprimordien hervorsprossen (170, S. 143—146). Der obere Teil des Kegels bleibt in der Regel von Aussprossungen frei, sodass also Gipfelblüten nicht vorhanden sind[1]); doch glaubt Schumann (a. a. O.) solche in Ausnahmefällen gefunden zu haben. Das Austreiben der Blütenstandsachse von *T. calyculata* erfolgt erst nach völliger Entfaltung der grundständigen Laubblätter, in den bayerischen Voralpen Anfang Mai. Als mittlerer Termin des Aufblühens wird (49) für Wien der 28. Mai (aus 10jährigen Beobachtungen) angegeben. Die Blütezeit dehnt sich bis gegen Ende Juli aus. Bisweilen tritt im August eine zweite Blüte durch vorauseilende Entwicklung des floralen Blütensprosses ein. *T. palustris* entfaltet ihre Blüten an den Hochgebirgsstandorten meist erst im Juli, in Norwegen nach M. N. Blytt[2]) vom Juli bis September je nach der Höhenlage.

Der entwickelte Blütenstand von *T. calyculata* (Fig. 119 A u. B) steht auf einem meist 10—16 cm hohen, ausnahmsweise (var. *collina* Hoppe, Fig. 121) 30 cm Länge erreichenden Stengel und bildet an dessen Ende eine meist 15—25 mm, doch auch (bei var. *collina*) bis 12 cm lange, mehr oder weniger zylindrisch

---

[1]) Vgl. Wydler in Flora 1863, S. 86.

[2]) Norges Flora. Christiania 1861—1876. Bd. 1, S. 303.

verlängerte, von unten nach oben aufblühende Traube, an deren Achse in den Winkeln kurzer hautrandiger Tragblätter die kurz gestielten Blüten in der Zahl von 12—40 oder mehr, je nach den Standorten wechselnd, meist dicht nebeneinander stehen (Fig. 120). Die Anordnung der Blüten ist quirlig oder spiralig.



Fig. 119. *Tofieldia.*
Blühende Pflanzen von A *T. calyculata*, B var. *glacialis*, C *T. palustris.* 1 : 1.
(Nach Reichenbach.)

Unterhalb der Einzelblüte steht ein aus 3 hautartigen weißen, am Grunde verwachsenen Blättchen gebildetes kelchartiges Organ, der sog. Vorkelch (*Calyculus*) (Fig. 120 bei C), dessen morphologische Deutung (s. unten) unsicher ist. Häufig finden sich 2 Blüten am Stiel nebeneinander, auch stehen vielfach Einzelblüten

oder Blütengruppen entfernt von den übrigen an tieferen Stellen des Blütenstieles. Bisweilen treten bei üppigen Wachstumsbedingungen, unterwärts auch 1—5 cm lange Seitenzweige auf (Fig. 121 D); diese Verzweigung hat sich bei andern *Tofieldia*-Arten (z. B. der nordamerikanischen *T. racemosa* B. S. P.) als habituelles Merkmal ausgeprägt. Die Länge der Blütenstiele beträgt bei *T. calyculata* gewöhnlich nur 1,5—2 mm, die der Einzelblüte im entwickelten Zustand 3—4 mm. Wesentlich abweichend wird der auf einem höchstens 10 cm hohen Stengel stehende Blütenstand bei *T. palustris* gebildet (Fig. 119 C), der fast kopfartig erscheint, nur 7—10 mm, selten bis gegen 20 mm lang ist und sich aus weniger zahlreichen, meist gegen 10—12 winzigen, nur 2 mm langen Blüten zusammensetzt. Ein unter der Blüte stehender Vorkelch ist hier nicht zur Ausbildung gekommen und an Stelle des Tragblattes bemerkt man am Ende des kurzen Blütenstielchens drei kleine, am Grunde meist zusammenhängende, weiße Hochblätter.

Entwicklungsgeschichtlich stellte Schumann (a. a. O.) für *T. calyculata* fest, daß an den kreisförmigen Blütenprimordien der jungen Infloreszenzanlage zunächst ein vorderer Lappen als künftiges Tragblatt, dann 3 durch Furchen vom Haupthöcker abgegrenzte Seitenlappen, ein median vorderer und 2 transversale, auftreten, die später zu dem *Calyculus* heranwachsen. Hierauf schieben sich die Glieder des äußeren Perianthkreises in die Lücken der bereits bestehenden Elemente ein, mit ihnen wechselt der innere Perianthkreis ab, u. s. f. (Fig. 122). Bezüglich des *Calyculus* meint Schumann, es liege eine Bildung vor, die bei andern Monokotylen nicht beobachtet wird und sich morphologisch nicht parallelisieren läßt, und deren physiologische Bedeutung nicht bekannt ist. Leider bleibt hierbei das Auftreten der 3lappigen Hochblätter, wie auch das Verhalten anderer *Tofieldia*-Arten hinsichtlich der Ausbildung eines *Calyculus*- bezw. damit zu vergleichender Vorblattbildungen ganz unberücksichtigt¹). Abromeit (1, S. 79) sah an grönländischen Exemplaren meist nur ein dreilappiges Tragblatt, selten 2 getrennte Blätter. In einem einzigen Ausnahmefall fand sich an einem *Calyculus* unten eine Blüte. Ferner wurde ein Blütenstand beobachtet, an dem eine einzelne Blüte etwa 15 mm von der Traube abgerückt war; sie stand in der Achsel eines einzelnen eiförmigen zugespitzten Tragblattes. — Sonstige Anomalien der Gliederzahl und der Stellungsverhältnisse sind bei *T. calyculata* nicht selten (vergl. 202, S. 120).



Fig. 120. *Tofieldia calyculata*. Zwei Einzelbüten vor ihrer vollständigen Öffnung; C der Calyculus. 6 : 1. (Orig. Loew.)

Auch im Bau der Einzelblüten, zumal ihrer Nektarien, sind interessante Verschiedenheiten zwischen den beiden Arten zu bemerken. Übereinstimmend ist die schräg aufwärts gerichtete Lage des Perianthes mit 6 schmal zungenförmigen, innen etwas ausgehöhlten, zuerst zusammenneigenden, später mehr

¹) Loew vermutet, daß der Calyculus von *T. calyculata* und das dreilappige Tragblatt von *T. palustris* der gleichen Kategorie von Vorblattbildungen angehören und auf einen dreiblütigen Partialblütenstand zurückzuführen sind, von dem nur die Mittelblüte und je ein seitliches Vorblatt erhalten bleibt. Ein solches Vorblatt ist auch bei *Narthecium* vorhanden, wo ebenfalls, wie bei *Tofieldia*, das erste Perigonblatt nach hinten fällt. Bei *T. palustris* rückt das dreilappige Gebilde in die Tragblattachsel, wobei das Tragblatt dann als funktionell überflüssig in Wegfall kommt. Eine genauere Untersuchung wäre sehr wünschenswert.

ausgebreiteten Abschnitten, die von den 6 in 2 alternierenden Kreisen stehenden Staubblättern mit pfriemenförmigen Filamenten und eiförmigen introrsen Antheren



Fig. 121. *Tofieldia calyculata.*
Habitus der Blütenstände; A fa. vulgaris, B. fa. capitata, C fa. collina, D fa. ramosa. 1 : 1. (Nach Hoppe).

überragt werden. Sie sind am Grunde der Perianthblätter eingefügt und umgeben einen dreifurchigen Fruchtknoten, dessen 3 Karpelle sich an der Spitze

in eben so viele kurze Griffel mit kopfförmigen Narben trennen. Bei *T. calyculata* ist der Fruchtknoten 1—$1^1/_2$ mm lang und enthält in jedem Fache 24 wagerechte anatrope Samenanlagen auf vorspringenden Plazenten; die Griffel sind ungefähr 3—4 mm lang, auf ihrer Innenseite mit einer Längsrinne versehen, an der Spitze mit Narbenpapillen besetzt, die an der Außenseite des Griffelendes keulenförmig und 60—70 μ lang, an den Rändern auf der Innenseite 70—80 μ lang sind; sie setzen sich in das leitende Gewebe fort, welches einen Teil der Seitenränder der Griffelrinne einnimmt und sich in den Fruchtknotenfächern auf die Plazenten und den Raum zwischen ihnen beschränkt (181, S. 21). Die Unterschiede in der Art der Nektarabsonderung bei *T. calyculata* und *T. palustris* sind von Schniewind-Thies (**164**, S. 3—5) untersucht worden. Bei *T. palustris* erfolgt die Absonderung von den Epidermiszellen der ganzen äußeren Fruchtknotenwandung vom Grunde des Fruchtknotens an bis zur Stelle, wo die drei Karpelle zu den drei Griffeln auseinander weichen; die Sekretionsschicht ist die dünnwandige Epidermis, die Absonderung des Nektars erfolgt durch Abhebung und Sprengung der kräftigen Cuticula dieser Zellen, und der Nektar sammelt sich, wie H. Müller (**145**, S. 39) beobachtete, in 6 winzigen Tröpfchen in den Winkeln zwischen der Fruchtknotenbasis und den Staubfäden an. Bei *T. calyculata* be-

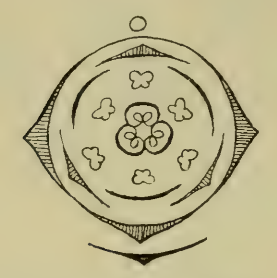


Fig. 122. *Tofieldia calyculata.* Diagramm der Blüte. (Nach Eichler.)

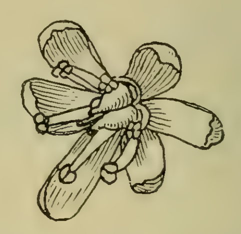


Fig. 123. *Tofieldia calyculata.* Junge Blüte mit noch geschlossenen Antheren, schräg von oben. 6 : 1. (Orig. K.)

schränkt sich dagegen die Nektarabscheidung auf die Oberfläche der 3 tiefen Septalfurchen des Fruchtknotens, wo verschiedenartig gestaltete Epidermiszellen und Papillen in derselben Weise die Sekretion vollziehen, wie bei *T. palustris*; diese Nektarien erstrecken sich ebenfalls vom Grunde des Fruchtknotens bis zu seiner Teilung in die 3 Griffel, der Nektar fließt in den Furchen herab und tritt an deren Grund in Form dreier Tröpfchen zu Tage.

Bezüglich der Bestäubungseinrichtung von *T. calyculata* konnten Loew und Kirchner die von H. Müller (a. a. O.), Henslow (**70**, S. 200) und Kerner (**96** II, S. 332) beobachtete deutliche Protogynie bestätigen (Fig. 123). Die etwa 3 mm langen und 1 mm breiten, gelblichweißen, von einem gelbgrünen Mittelstreif durchzogenen Perianthblätter neigen beim Aufblühen noch zusammen. An den Blättern des äußeren Kreises tritt bisweilen an der Spitze außen eine sehr feine Strichelung von dunkelroter Färbung auf, in der Loew einen verwandtschaftlichen Zug mit der arktischen *T. purpurea* zu erblicken geneigt ist, bei der ein rotes Pigment in breiterer Anordnung die Perianthblätter füllt. Eine stärker ausgeprägte Rotfärbung der Blüten wurde bei der alpinen var. *rubra* F. v. Br. beobachtet. Die beim Aufblühen stets geschlossenen, an der Spitze mit einem kleinem Höckerchen versehenen, gelben Antheren überragen in diesem Zustande die drei bereits klebrigen Narben ein wenig; bei feuchtem regnerischem

Wetter vergehen oft mehrere Tage, ehe die Antheren aufspringen. Die Pollenkörner fand H. Fischer (45) wie bei zahlreichen andern *Liliaceen* mit einer einzigen Falte versehen und an der Oberfläche fein runzelig mit teilweise rundmaschig-netzförmiger Zeichnung; sie sind nach Hansgirg (81, S. 161) gegen Benetzung widerstandsfähig. Bei Sonnenschein spreizen sich die Perianth- und Staubblätter auseinander, so daß man im Blütengrunde die 3 Nektartröpfchen glänzen sieht. Der Insektenbesuch der Blüten ist besonders reichlich; Müller beobachtete neben einer einzigen Bienenart eine Anzahl kurz- und mittelrüsseliger Zweiflügler und häufiger kleine anthophile Käferarten (*Dasytes*, *Anthobium*) an den Blüten; Loew sah sie auf einer Viehweide bei Oberstdorf von einer *Scatophaga* besucht. Danach sind die Blüten als offene Nektarblumen mit Anpassung an allotrope Besucher zu bezeichnen. Der Eintritt von Fremdbestäubung wird auch durch das bisweilen beobachtete Auftreten eines Bastards zwischen den beiden, allerdings nur selten zusammen vorkommenden *Tofieldia*-Arten (4, S. 7) bewiesen. Beim Ausbleiben von Fremdbestäubung findet nach Kerner (a. a. O.) bisweilen Selbstbestäubung durch Pollenfall statt; Autogamie beobachtete auch Loew an Oberstdorfer Exemplaren bei beständig trüber oder regnerischer Witterung im Juni 1906: trotz der Wetterungunst setzten sie zahlreiche Früchte an.

Bei *T. palustris*, deren winzige Blüten verhältnismäßig breitere Perianthblätter von weißer Farbe besitzen, fand H. Müller (a. a. O.) Antheren und Narben gleichzeitig geschlechtsreif, sodaß Selbstbestäubung sofort einzutreten vermag. Die Nektarabsonderung nahm Müller nur des Morgens, also bei starker Feuchtigkeit der Luft wahr. Trotz der anscheinend gesteigerten Nektarsekretion ist der Insektenbesuch noch spärlicher als bei der andern Art, sodaß Müller im Bernina-Heutal nur 2 kleine *Dipteren* und einen Kleinschmetterling als Besucher feststellen konnte Autogamie wird wohl, zumal in arktischen Gegenden, die überwiegende Bestäubungsart sein. Der Anpassungsgrad der Blüten steht hiernach noch etwas tiefer als bei der größerblütigen und dichogamen Art.

Nach vollzogener Befruchtung tritt bald eine karpotropische Aufwärtskrümmung der Blütenstiele ein, wodurch die anschwellenden Fruchtknoten der Hauptachse genähert und schließlich angedrückt werden (62, S. 103). Die Perianthblätter fallen nicht ab, sondern dienen in der Postfloration den jungen Früchten noch als eine ihnen dicht anliegende Schutzhülle; ihr Grundgewebe besteht aus etwa 5 Schichten, die unterseitige Epidermis ist stärker verdickt als die obre, die unter letzterer liegende Parenchymschicht führt reichlich Kristalldrusen (121, S. 66). Die schon erwähnte ausnahmsweise Rotfärbung beobachtete Hoppe[1]) auch an den Kapseln von Exemplaren der *T. calyculata* vom Untersberg bei Salzburg und vergleicht sie mit der Farbenvariation sonst weißblütiger Pflanzen, wie z. B. der *Luzula albida* (= *L. nemorosa* E. Mey.) an hochalpinen Standorten. Vielleicht ist damit auch eine Schutzfärbung des Chlorophyllfarbstoffes beim Sinken der Temperatur angedeutet.

Das Heranreifen der rundlich-dreikantigen, oberwärts in die 3 Griffel auslaufenden, kapselförmigen Früchte (Fig. 124 A, B) und der im Innenwinkel der Fruchtknotenfächer angehefteten umgewendeten Samenanlagen zu reifen Samen vollzieht sich bei *T. calyculata* im Laufe des Herbstes. Bei völliger Austrocknung der Fruchtwand öffnet sie sich durch Spalten längs der drei Scheidewände und entläßt die zahlreichen kleinen spindelförmigen Samen (Fig. 124 C). Diese enthalten innerhalb des stärkefreien Endosperms an dessen basalem Ende einen schmalen gestreckten winzigen Embryo. Fadenförmige Verlängerungen der Samenhaut an der Spitze und Basis, wie sie an den Samen einiger ausländischen *Tofieldia*-Arten und auch bei *Narthecium* vorkommen, fehlen unsern beiden Arten;

[1]) Flora 1821, S. 190.

an ihrer Stelle bildet die hautartige Samenschale einen ganz kurzen Fortsatz. Die Aussäung wird bei der Kleinheit der Samen durch Hilfe des Windes bewirkt, der auch ihr Austreten aus den Ritzen der Kapselwand durch Schütteln der

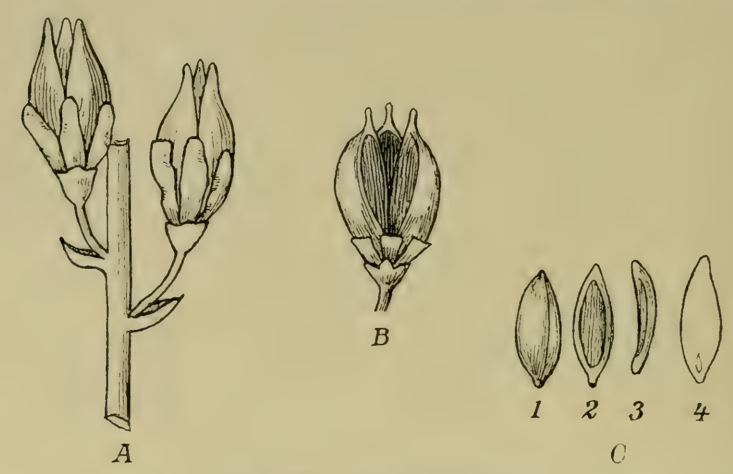


Fig. 124. *Tofieldia calyculata.*
A Zwei junge Früchte, 7:1. B eine reife, aufgesprungene Kapsel, 7:1. C Samen, 1 vom Rücken, 2 vom Bauch, 3 von der Seite gesehen, 4 durchschnitten. 20:1. (A Orig. Loew, B u. C nach Reichenbach.)

Fruchtstengel erleichtern kann. Die Samen keimen wahrscheinlich, ähnlich wie die von *Narthecium*, zwischen feuchten Moosrasen, doch sind die Keimpflanzen an ihren natürlichen Standorten wegen ihrer Kleinheit sehr schwer aufzufinden.

2. Gattung. **Narthecium Huds.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

3. Narthecium ossifragum Huds. Knochenbruchgras.

Das Wohngebiet des Knochenbruchgrases, dessen Name[1]) auf eine alte Volksmeinung anspielt, ist ein ausgesprochen atlantisches. Von der iberischen Halbinsel — Galicien, Asturien, Sierra de Estrella (196, S. 127, 128, 315) — verbreitet es sich vorzugsweise durch die der atlantischen Küste benachbarten Departements des westlichen und nördlichen Frankreich über Belgien, die Niederlande, das nordwestliche Deutschland und Jütland, weiter durch Großbritannien — in Schottland häufig, dagegen in den Grafschaften des südöstlichen England fehlend — bis zu den Hebriden[2]), nördlich durch das atlantische Küstengebiet

[1]) Der Name: *gramen norvegicum ossifragum* — dänisch Benbraek — wurde (4, S. 9) der Pflanze im 17. Jahrhundert von dem dänischen Arzte Paulli beigelegt, weil der Genuß des Krautes nach der Volksmeinung Knochenbrüche bei Rindvieh hervorrufen soll. Obgleich solche Fälle auch aus neuerer Zeit mitgeteilt worden sind, scheint die gefahrbringende Wirkung des Krautes der Pflanze übertrieben worden zu sein. Ein gesundes Viehfutter ist das Kraut allerdings nicht, da damit gefütterte Kühe nach Mitteilung von Buchenau (22) vorübergehend erkrankten. Einer Angabe von E. Henning (Botan. Jahresber. Bd. 18, 1890, Abt. 2, S. 331) zufolge soll *Narthecium* in Schweden als gute Futterpflanze gelten.

[2]) Nach Symington Grieve, s. Botan. Jahresber. 9. Jahrg. 1881, 2. Abt. S. 611.

Skandinaviens bis Finmarken und östlich angeblich bis Livland; doch ist hier sein Vorkommen sehr fraglich[1]). Im nordwestlichem Amerika wird es durch eine nahe verwandte Pflanze (*N. ossifragum* var. *americanum* Ker = *Abama americana* Morong) vertreten, die südwärts bis in die Torfmoore New-Jerseys vordringt. In unserm Gebiet gehört das Knochenbruchgras zu den Charakterpflanzen des nordwestdeutschen Heidegebietes und besiedelt in geselligen Verbänden Sümpfe. Heiden und Moorstrecken. Sein mit kurzen Scheidenblättern besetztes Wanderrhizom durchkriecht den Moorboden, indem es aus den fortwachsenden ausdauernden Sproßspitzen ähnlich wie *Tofieldia* alljährlich neue Laubsprosse mit zweizeilig gestellten schwertförmigen Blättern und kurz beblätterte, oben in eine lockere Blütentraube auslaufende Endtriebe entwickelt. Die Pflanze fehlt (73, S. 182, 184) in den Baltischen Heidemooren östlich der Elbe ganz, ist aber in nassen Mooren der Lüneburger Heide häufig und wächst dort gern in Gesellschaft von *Myrica gale* und *Vaccinium uliginosum*; ebenso ist sie ein Bestandteil der *Tetralix*-Heide sowie der Birkenheiden des Emslandes (73, S. 173, 197). In verlandenden *Sphagnum*-Mooren findet sie sich erst ein, wenn dort vorher *Eriophorum*-Rhizome feste „Bülten" als Unterlage gebildet haben. Im Binnenland dringt sie durch Teile des Rheingebietes bis zur Eifel und zu den Ardennen vor und steigt auf Gebirgen kaum höher als bis 600 m auf. Doch erscheint sie auf der iberischen Halbinsel als Bewohnerin der subalpinen Region in der Sierra de Estrella Portugals (198, S. 369).

Von Begleitpflanzen des *N. ossifragum* werden aus andern Gebieten noch *Saxifraga hirculus*, *Drosera*-Arten, *Menyanthes* (so bei Holywood in Irland) *Triglochin palustris*, *Calla*, *Andromeda* (Stevener Venn im Niederrheingebiet), auch *Malaxis paludosa* (in den Niederlanden), durchweg also verbreitete Sumpf- und Moorpflanzen, genannt. Für das Verhältnis von *N. ossifragum* zu *Tofieldia calyculata* erscheint es bemerkenswert, daß das nordwestdeutsche Wohngebiet der letztgenannten Art ungefähr da aufhört, wo das von *Narthecium* an den atlantischen Küstenstrichen beginnt. Darin scheint ein Beweis für zwei verschiedene ursprüngliche Ausstrahlungspunkte und Wanderungsrichtungen der beiden Arten zu liegen, die an der erwähnten, von Grisebach als klimatische bezeichneten Grenzscheide aufeinander gestossen sind. Da Reste von *Narthecium* in rezenten Kalktuffen Westergötlands durch I. M. Hult[2]) nachgewiesen sind, gibt dies im Zusammenhang mit der jetzigen geographischen Verbreitung der Pflanze einen ungefähren Anhaltspunkt für das Datum ihrer Einwanderung in Skandinavien, die wahrscheinlich gleichzeitig mit der anderer, ähnlich verbreiteter und organisierter Pflanzen in der sog. atlantischen Periode erfolgt ist[3]).

Keimung. Die kleinen. aber durch zwei lange, fadenförmig ausgezogene Anhängsel auf 1 cm verlängerten Samen fand Buchenau (21) auf nassen Moosrasen oder Algenüberzügen des feuchten Moorbodens im Keimungsstadium, das im Mai oder Juni eintritt (Fig. 125). Der im untern Teil des Endosperms gelegene, nur etwa $^1/_3$ mm lange Embryo vergrößert sich dabei stark, ergrünt frühzeitig und saugt den Inhalt des Endosperms auf. Der walzenförmige Kotyledon schiebt sich unter der für zahlreiche Keimlinge charakteristischen Biegung mit dem Wurzelende voran aus der Samenschale heraus; aus der Kotyledonarspalte tritt das erste seitlich zusammengedrückte Laubblatt hervor, während gleichzeitig die abwärts gerichtete Wurzel durch einen Kranz von Haaren des Wurzelhalses sich im Boden befestigt. Sitzt hier die Samenschale irgendwo fest, so wird sie vom

---

[1]) Lehmann, E. Flora von Polnisch-Livland. Dorpat 1895, S. 180.

[2]) Botan. Jahresber. Bd. 27, 1899, Abt. 1, S. 327.

[3]) Dies ist auch die Ansicht von A. Blytt; A. Schulz (167, S. 281) verlegt die Einwanderung in die Zeit der sog. Ancylus-Senkung und ersten Kälteperiode.

Kotyledon abgestreift, andernfalls bleibt sie auf dessen Spitze hängen, bis er abstirbt. Der Keimungsverlauf ist im ganzen der von allen ähnlichen Sumpfpflanzen, wie *Typha* u. a. (Typus 6 von Klebs).

Weitere Erstarkungszustände der jungen Keimpflanzen wurden ebenfalls von Buchenau beobachtet (Fig. 126). Im ersten Lebensjahre entwickeln

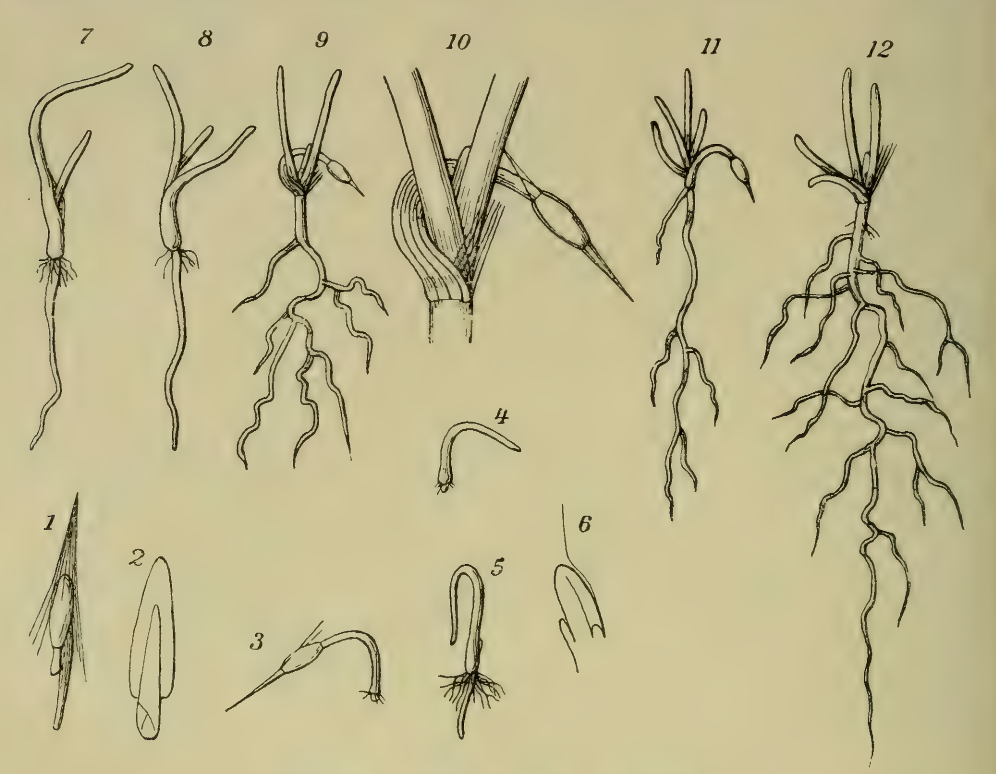


Fig. 125. *Narthecium ossifragum*, Keimung.

1 Gekeimter Same, aus dem das Wurzelende hervorgetreten ist, die Samenschale ist in faserartige Fetzen zerrissen; 8 : 1. 2 Nährgewebe und Embryo desselben Samens im Längsschnitt, unten links im Embryo das erste Laubblatt; 16 : 1. 3 Weiterer Zustand der Keimung, der Kotyledon hat sich abwärts gebogen; 6 : 1. 4 Keimpflänzchen, welches Samenschale und Nährgewebe bereits abgestreift hat; 3 : 1. 5 Keimpflanze mit gekrümmtem Kotyledon, aus dessen Spalte unten das erste Laubblatt hervortritt, über der Hauptwurzel ein Kranz langer Haare; 4 : 1. 6 Längsschnitt durch das Knöspchen einer Keimpflanze; 20 : 1. 7 Das erste Laubblatt ist aus der Kotyledonarspalte herausgewachsen; 4 : 1. 8 Keimpflanze mit Kotyledon und 2 Laubblättern; 2 : 1. 9 Keimpflanze in dem Zustande, in dem sie den Winter überdauern wird; 2 : 1. 10 Mittlerer Teil der Keimpflanze von 9, der im Absterben begriffene Kotyledon trägt auf seiner Spitze noch die Samenschale, das erste Laubblatt (rechts) ist in Fasern zerschlissen, die beiden folgenden sind noch frisch; 6 : 1. 11 und 12 Zwei andere Keimpflanzen am Abschluß des ersten Vegetationsjahres, mit Kotyledon und 4 Laubblättern; 2 : 1. (Nach Buchenau.)

sich nur 3—4 seitlich zusammengedrückte und längs gefaltete Laubblätter, die streng zweizeilig stehen und später nur an der Basis vom Keimblatt umschlossen werden. Wie dieses, sterben auch die Laubblätter nachher ab, sodaß gleich-

zeitig nur 2 oder 3 frisch sind. Die Hauptwurzel entwickelt sich stark mit zahlreichen Seitenwurzeln und Fasern; Beiwurzeln treten erst im zweiten Lebensjahre an der ausdauernden Achse, und zwar in einer zur Insertionsebene der Blätter senkrechten Richtung, hervor. Den Winter überdauert die Gipfelknospe nur unter dem Schutz der sie umschließenden Blattscheiden. Im folgenden Frühjahr bringt die Pflanze 4—6 neue Laubblätter hervor, deren Basis von den zahlreichen Faserresten der vorjährigen Blätter umgeben wird. Die Stengelglieder bleiben im normalen Verlauf der Vegetation zunächst gestaucht; erst im dritten Lebensjahre beginnt ihre stärkere Verlängerung, doch hängt dies von besonderen



Fig. 126. *Narthecium ossifragum.*
Erstarkungszustände der jungen Pflanze. 1 Pflanze im Juni des zweiten Jahres, in einem sehr dichten Sphagnum-Rasen gewachsen und deshalb mit sehr stark gestreckten Internodien; 2 : 1. 2 und 3 Vorjährige Keimpflanzen von normaler Form, von den vorjährigen Laubblättern sind nur noch einzelne Fasern übrig; 2 : 1. 4 Keimpflanze im Mai des zweiten Jahres mit ausnahmsweise starker Bewurzelung; 2 : 1.
(Nach Buchenau.)

Wachstumsbedingungen, namentlich von der Nachbarschaft dichter Grasrasen, ab, zwischen denen die Pflanze, um der Gefahr des Ersticktwerdens zu entgehen oder auch aus Lichtmangel, ihre Stengelglieder stärker streckt. Die Bildung von Seitensprossen beginnt erst nach mehrjähriger Lebensdauer und tritt, wie auch an älteren Pflanzen, immer an den obersten Blättern des jeweiligen Laubtriebes ein. Zur Erreichung der Blühreife ist ein vieljähriger Zeitraum notwendig, wobei die Blätter allmählich an Zahl und Größe zunehmen, der Stengel sich verdickt und die mittleren, horizontal wachsenden Stengelglieder jedes Jahrganges sich am meisten strecken (22).

Die Wuchsverhältnisse der völlig erstarkten Pflanze sind von Buchenau (22) und später von Raunkiär (154) ausführlich beschrieben worden:

auch F. Meigen (117) hat eine kurze Schilderung des Sproßaufbaues gegeben. Der Einzelsproß (Fig. 127) beansprucht eine 2- bis vieljährige Entwicklung und bringt alljährlich 6—8 zweizeilig gestellte Blätter hervor, über denen eine für



Fig. 127. *Narthecium ossifragum.*

Blühende Pflanze mit 3 Sproßgenerationen I, II, III. Die Endkospe der II. Generation hat den Blütensproß III gebildet, 2 Seitenknospen sind zu den beiden Verjüngungssprossen III_1 und III_2 ausgewachsen, am Grunde des Sprosses III sieht man eine noch nicht ausgetriebene Knospe III_3; die beiden Vermehrungssprosse II. Generation II_1 und II_2, die als Seitensprosse am Ende der I. Sproßgeneration entstanden sind, besitzen je 2 noch nicht ausgewachsene Seitenknospen, zwischen denen sie sich zu einem Laubtrieb mit den Blättern a—e usw. entwickelt haben. 3 : 4. (Nach Raunkiär.)

das nächste Jahr bestimmte Endknospe den Abschluß bildet. Die Blätter nehmen nach der Sproßspitze an Größe zu, die zuerst gebildeteten sind ganz klein und vertrocknen schnell. Von den Stengelgliedern des Jahreszuwachses sind die

2—3 ersten kurz, dann folgen 2—4 gestreckte Glieder, auf sie wiederum 2—3 gestauchte. Die Länge des jährlichen Zuwachses beträgt in der Regel 2—5 cm, je nach Beschaffenheit der Bodenunterlage. Das letzte Blatt auf der jährlichen Zuwachsstrecke trägt stets eine kräftige Knospe in seiner Achsel, ebenso meist auch das zweitjüngste und bisweilen noch das drittletzte Blatt (Fig. 127 bei II, II_1, II_2 und III_3); die übrigen Blattachseln sind knospenlos. Die für das nächste Jahr bestimmten Sproßspitzen und Blattanlagen werden im Winter durch die vertrockneten Blattscheidenreste der vorausgegangenen Wachstumsperiode umschlossen und geschützt. Im nächsten Jahr erzeugt der Sproßgipfel des noch nicht blühreifen Sprosses, also monopodial, einen neuen Rhizomteil mit einer neuen Serie von Laubblättern; gleichzeitig wachsen die Knospen in den beiden letzten Blattachseln des vorjährigen Sproßteiles zu Seitenzweigen aus, die gegenständig zu sein scheinen, da ihre Tragblätter dicht übereinander stehen (Fig. 127, II_1 und II_2). Häufig entwickelt sich jedoch nur ein Seitensproß, und oft treibt die Knospe erst im folgenden Jahr oder noch später aus, ja bisweilen unterbleibt das Auswachsen ganz.

Die Sprosse können schon im zweiten Jahre ihrer Entwicklung blühen, in der Regel geschieht dies aber erst im dritten Jahre; ausnahmsweise kann man Sprosse antreffen, die bis zu 7 Jahren im vegetativen Zustande verharrten. Im Blühjahre wächst die Endknospe zu einem aufrecht aufsteigenden Stengel aus, der unterhalb der Blütentragblätter 6—12 Blätter trägt; von diesen sind die untersten aber zur Blütezeit bereits verwelkt. Über ihnen stehen einige etwas größere Blätter mit sehr kurzer Spreite, nach aufwärts werden die Blätter wieder kleiner und gehen allmählich in die Tragblätter über. Die von der Pflanze erreichte Wuchshöhe beträgt 26—30 cm, wovon 5—7 cm auf den eigentlichen Blütenstand zu rechnen sind. Mit dessen Bildung schließt der Einzelsproß sein Wachstum ab, und die Weiterverzweigung erfolgt nun sympodial, indem die an der Spitze der Rhizomglieder der vorausgegangenen Wachstumsperiode angelegten Knospen zu Verjüngungssprossen auswachsen (**154**). Die im Vergleich mit *Tofieldia* länger gestreckten und dünneren Erdsprosse von *Narthecium* lassen auf dessen Vorliebe für einen weicheren lockeren Boden und auf größere Wanderungsfähigkeit schließen.

Ähnlich wie bei *Tofieldia* sind auch bei *Narthecium* aufrecht gestellte Klappblätter mit einer durch Längsfaltung des Blattes entstandenen Ober- und Unterkante ausgebildet. Die unterwärts offene Scheide geht nach oben in eine Spreite über, die schwertförmig in eine scharfe Spitze ausläuft; auf diese Blattgestalt bezieht sich die Bezeichnung „Schusterkneif", welche die Pflanze im Bremer Gebiet führt. Die Blätter der Seitensprosse fallen mit denen des Muttersprosses in die gleiche Ebene, wodurch die oberirdischen Sproßverbände den auch bei *Tofieldia* ausgeprägten bifazialen Habitus mit sichelförmig gekrümmten Laubtrieben erhalten. An trockenen Standorten entwickelt die Pflanze meist nur sehr kurze schmale und starre Blätter, auf feuchtem *Sphagnum*-Boden werden diese dagegen schlaff und überverlängert (4, S. 9). Von denen von *Tofieldia* unterscheiden sich die Laubtriebe durch die sehr kurzen Scheidenblätter am Stengelgrunde. Im Herbst nimmt die Pflanze eine charakteristische rotgelbe Färbung an, die ihre Bestände schon von weitem bemerkbar macht (22).

Innerer Bau der vegetativen Organe. Über die Zusammensetzung der Gefäßbündel von *Narthecium* machte bereits Guillaud (77, S. 61) einige Angaben. H. Nilsson[1], der die Pflanze als „schwach xerophil" bezeichnet, führt im allgemeinen die Ausstattung der Sumpfgewächse mit xerophil-anatomischen Merkmalen weniger auf Wasserarmut des Standortes als auf Nahrungsmangel des

[1]) Botan. Centralbl. Bd. 76, 1898. S. 9—14.

Bodens zurück. Schwendener (174) hebt dagegen vorzugsweise den Einfluß des flüssig-schlammigen oder des festen periodisch austrocknenden Standort-Mediums hervor und findet in der Ausbildung einer dünn- oder einer dickwandigen Endodermis das entscheidende Merkmal für die mehr hygrophile oder auch xerophile Natur der Sumpfpflanzen. Wie *Tofieldia*, so gehört auch *Narthecium* mit seinen stark verdickten Endodermiszellwänden (174, Taf. III, Fig. 46), denen sich die angrenzenden Rindenzellen durch einseitige Innenverdickungen anschließen, zu den ausgeprägt xerophilen Sumpfbewohnern.

Nach Raunkiär (154) nimmt in der Grundachse die Rinde etwa die Hälfte der ganzen Querschnittfläche ein; unterhalb einer dickwandigen Epidermis liegen 1—3 Schichten ebenfalls dickwandiger Rindenzellen, auf die weiter einwärts lockeres rundzelliges Parenchym folgt. Es enthält in jüngeren Stadien ebenso wie die Markzellen reichlich Stärkekörner und bekundet dadurch die Rolle der Grundachse als Speicherorgan für Reservestoffe. Hieran schließt sich eine dickwandige Endodermis und unter dieser 1—2 Gefäßbündelkreise, die durch dickwandiges Grundgewebe verbunden sind. Die Bündel sind konzentrisch gebaut mit dem Weichbast in der Mitte; hier und da finden sich Übergänge zu V-förmigen kollateralen Strängen. Im Stengel reicht der Bündelring mehr nach außen und wird von der Oberfläche nur durch eine 5—7 Zellschichten breite Rinde getrennt. Die Beiwurzeln, welche aus den Knoten der vordersten Grundachsenglieder an den einzelnen Jahresabschnitten, sowie auch aus den Ursprungsstellen der Seitensprosse hervorgehen, enthalten eine dickwandige Außenrinde von 3—5 Zellenlagen, darunter folgt eine lockere Innenrinde mit radial gestellten Zellplatten, welche der Durchlüftung des Organs dienende Hohlräume umgrenzen. Die Innenrinde fällt frühzeitig zusammen mit Ausnahme der 3 inneren Zellschichten, die von festerer Beschaffenheit sind; namentlich die innerste ist als Endodermis mit starken Wandungen ausgestattet. Auch die Elemente des polyarchen Zentralzylinders sind mit Ausnahme der ganz kleinen Bastgruppen dickwandig. Der zugfeste Bau der Wurzeln, sowie zugleich auch ihre Einrichtung für ausgiebige Durchlüftung spricht sich in der geschilderten Beschaffenheit der Gewebe deutlich aus. In das Blatt treten in der Regel 11 Gefäßbündel ein, doch kann ihre Zahl in kräftigen Blättern auch auf 15 steigen. Der in der Mediane der Blattscheide verlaufende Strang setzt sich in der Unterkante bis zur Blattspitze fort, die übrigen liegen in der Blattfläche paarweise einander gegenüber und kehren ihre Holzteile einander zu (Fig. 128). Die beiden an der Oberkante stehenden Bündel treten oberwärts zu einem einzigen zusammen (Fig. 128). Die Gefäßbündel sind kollateral gebaut; auf ihrer Innenseite ist etwas mechanisches Gewebe ausgebildet, die Außenseite hat keinen

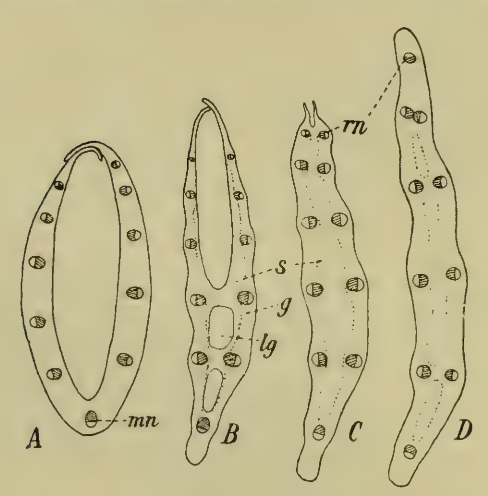


Fig. 128. *Narthecium ossifragum.* Bau des Blattes. Querschnitte A am Grunde der Scheide, B in der Mitte derselben, C an der Grenze von Scheide und Spreite, D in in der Mitte der Spreite; mn Mittelnerv, rn Randnerven, g Grüngewebe, s Saftparenchym, lg Luftgänge; an den Gefäßbündeln ist der Holzteil schraffiert, der Bastteil weiß gelassen. 12 : 1. (Nach Raunkiär.)

Sklerenchymbelag, dafür aber stark verdickte Bastelemente, zwischen denen kleine dünnwandige Partien liegen (168, S. 346). Eingebettet sind die Gefäßbündel in einem Assimilationsgewebe, welches gürtelförmig im Blatt angeordnet ist; weiter innen folgt chlorophyllfreies Saftparenchym, dessen Zellen zuletzt etwas kollabieren, sodaß größere oder kleinere Lufträume entstehen.

Schutzmittel. Bei der großen morphologischen und anatomischen Übereinstimmung der Blätter mit denen von *Tofieldia calyculata* ergeben sich auch dieselben ökologischen Verhältnisse. Die scheidigen Klappblätter von *Narthecium* sind durch ihren äußeren und inneren Bau gegen zu starken Wasserverlust durch übermäßige Transpiration geschützt. Doch deutet die oben erwähnte herbstliche Umfärbung des Laubes jedenfalls ein früheres Erlöschen der Tätigkeit des Chlorophyllapparates an, als dies bei den sich länger frisch grün erhaltenden Blättern der Torflilie der Fall ist. Hierzu trägt auch der Umstand bei, daß letztere Pflanze meist zwischen feuchten Rasenpolstern dicht eingefügt wächst, während die Bestände von *Narthecium* oft größere, sonst

Fig. 129. *Narthecium ossifragum.* Habitusbild der blühenden Pflanze. 1 : 1. (Nach Reichenbach.)

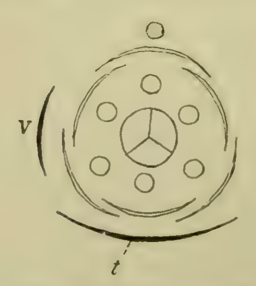


Fig. 130. *Narthecium ossifragum.* Blütendiagramm; t Tragblatt, v Vorblatt. (Nach Buchenau.)

vegetationslose Moorflächen ausschließlich überziehen. Die Vertikalstellung der zweiseitig mit Assimilationsflächen ausgestatteten Blätter kann nicht wohl als Anpassung an zu spärliche Beleuchtung gedeutet werden, wie es Jungner für

die arktische *Tofieldia palustris* annimmt, weil unsere Art an ihren Küstenstandorten sicher eine mehr als ausreichende Besonnung genießt, wenn auch genannter Beobachter in Jemtland *Narthecium* in Gesellschaft von „Pflanzen mit zirkumpolaren Lichtblättern" fand.

Der aus 8—15 Blüten bestehende Blütenstand von *Narthecium* bildet eine bis 7 cm lange, gedrängte Traube, deren kurze, in den Achseln scheidiger Tragblätter stehende Seitenzweige sich der Hauptachse mehr oder weniger anlegen (Fig. 129). Eine Gipfelblüte fehlt im normalen Fall, doch hat A. Braun[1]) solche ausnahmsweise bemerkt. Zwischen Tragblatt und Blüte ist ein deutliches Vorblatt entwickelt, das ohne erkennbare Regel bald auf die linke, bald auf die rechte Seite der Blüte fällt; die Orientierung der Blüte ist dieselbe wie bei *Tofieldia*, sodaß also das unpaare äußere Perigonblatt mit der Stellung $^1/_2$ nach hinten fällt (s. Diagramm, Fig. 130). Die einzelne Blüte besitzt 6 schmale zugespitzte Perigonblätter von inwendig gelber, außen grüner Farbe, die von einem dunkleren grünen Mittelstreif durchzogen werden. Die 6 Staubblätter haben dünne, lang behaarte Filamente und ziegelrote, nach innen aufspringende Antheren. Der Pollen ist (89, S. 161) gegen Benetzung widerstandsfähig. Die Staubbeutel überragen das schlanke eingrifflige Pistill, das von einer schwach 3lappigen Narbe gekrönt wird. Lage und Bau des Nektariums bedürfen noch der Aufklärung.

Bei Untersuchung der Bestäubungseinrichtung fand Knuth (**102**) die Blüten eigentümlich wohlriechend mit einem an *Platanthera* erinnernden Duft. Bei völliger Anthese breiten sich die Blütenhüllblätter flach aus; die mit der Narbe gleichzeitig reifen Antheren überragen jene um etwa 3 mm, stehen aber soweit von ihr ab, daß spontane Selbstbestäubung ausgeschlossen oder mindestens erschwert ist (Fig. 131). Willis und Burkill (**223**) fanden das Gewebe am Grunde der Staubfäden saftig, sodaß hier oder am Grunde des Fruchtknotens der Sitz von zuckerhaltigem Gewebe zu vermuten ist. Für diese Annahme spricht besonders der von mehreren Beobachtern, wie Borgstedte (in Westfalen), Knuth (auf Föhr), Willis und Burkill (in Wales) und Scott Elliot (in Dumfrieshire) übereinstimmend angegebene Insektenbesuch; letzterer Forscher[2]) führt sogar Hummeln (*Bombus lucorum* und *B. hortorum*) und Honigbienen als häufige Gäste an. Auch Knuth bemerkte reichlichen Besuch der Honigbiene sowie kleiner Furchenbienen (*Halictus*), daneben pollenfressende *Musciden*, die gleichfalls von Willis und Burkill verzeichnet werden. Da *Bombus* und *Apis* den Pollen immer nur in durchfeuchtetem Zustande auf den Sammelapparat ihrer Körbchen zu übertragen vermögen, so ist anzunehmen, daß sie an der Blüte Saft erbohren. Hiernach würde die Blüte von *Narthecium* eine Mittelstellung zwischen Pollenblumen und echten Nektarblumen einnehmen. Daß sie gleichzeitig, wie Knuth annimmt, in ihren Staubfadenhaaren eine anemogame Einrichtung zum Auffangen von Pollen besitzt, ist wenig wahrscheinlich; eher könnte man sich der Deutung Delpinos (**32**, II. 2, S. 80) anschließen, der in den Staubfadenhaaren eine Einrichtung zum Festhalten für die Besucher sieht. Die Haare haben eine lebhaft gelbe Farbe und bestehen aus einer Reihe von etwa 10 Zellen, deren Cuticula eine spiralige Streifung zeigt. Die Pollenkörner sind von ovaler Gestalt und besitzen eine sehr fein punktierte, sonst glatte Exine.



Fig. 131. *Narthecium ossifragum.* Geöffnete Blüte. 4 : 1. (Orig. K.)

---

[1]) A. Braun. Über Gipfelblüten und Gipfelinfloreszenzen. Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 1874. S. 25.

[2]) Flora of Dumfrieshire. S. 172.

Als phänologische Hauptperiode des Blühens von *Narthecium* wird für die Moore Schottlands von Scott Elliot (a. a. O.) die Zeit vom 25. Juni bis 8. Juli angegeben; für Norwegen[1]) fällt die Blütezeit wie für das nordwestdeutsche Tiefland[2]) auf die Monate Juli und August.

An der jungen Frucht bleiben beim Heranreifen des befruchteten Fruchtknotens die Perigonblätter zum Schutz stehen. Sie entwickelt sich zu einer schlanken zugespitzten, stumpf dreikantigen Kapsel (Fig. 132 A—C), die bei der Reife schön gelbbraun wird und sich durch Mittelteilung ihrer 3 Fächer öffnet. Die faden- oder sägespanartigen Samen (Fig. 133 D u. E) sitzen im unteren Teil der Kapsel und tragen an den beiden Enden je ein langes Anhängsel, das von der lockern äußeren Samenhaut gebildet wird. Die Aussäung erfolgt auf anemochorem Wege. Sobald die Kapsel beim Aufspringen ihre Klappen zurückrollt, befinden sich die Samen im labilen Gleichgewicht, da ihr schwerster Teil, das den Embryo umschließende Endosperm, oberhalb ihres Befestigungspunktes liegt (22). Infolge dessen kippen sie schon bei schwacher Bewegung der Kapsel um, lösen sich ab und werden dann mittels ihrer langen Fadenanhänge vom Winde erfaßt. Der erste Herbststurm muß, wenn die Kapseln sich geöffnet haben, die Samen weit über den feuchten Moorboden ausstreuen (22), wo sie zwischen dichten Moosrasen und dergl. hängen bleiben, bis sie im nächsten Frühjahr keimen. Doch hebt Sernander (**171**, S. 257) hervor, daß *N. ossifragum* ein ausgeprägter Wintersteher ist, dessen vorjährige Kapseln noch im Juli voll von Samen angetroffen wurden. Die ausgezeichnete Flugfähigkeit der Samen macht die Verbreitung von *Narthecium* auf größere Entfernungen, selbst über meilenbreite Meerestrecken hin an den atlantischen, von Stürmen oft heimgesuchten Küsten sehr wahrscheinlich. Daß die Pflanze trotzdem sich landeinwärts nicht weiter in das benachbarte Flachland verbreitet hat, in dem doch die Bodenverhältnisse und Standortsbedingungen auf Moorstrecken und Sumpfheiden ganz die gleichen sind wie in ihrem westdeutschen Wohngebiete, beweist uns, daß ihre Südostgrenze, mit der sie gegen das norddeutsche Tiefland abschließt, wesentlich auf klimatische Ursachen, z. B. das vorwiegend ozeanische Klima der atlantischen Küstenstriche, zurückgeführt werden muß.

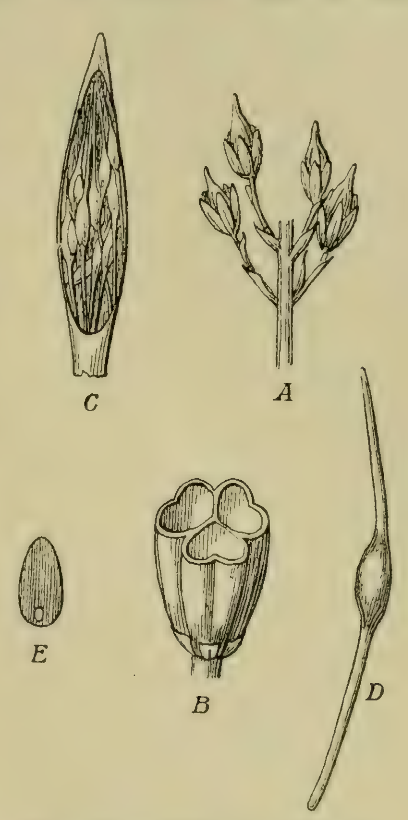


Fig. 132. *Narthecium ossifragum.* A Unreife Kapseln, 1 : 1. B Quer durchschnittene Kapsel, 4 : 1. C Längs durchschnittenes Kapselfach mit den darin befindlichen Samen, 4 : 1. D Reifer Same, 8 : 1. E Nährgewebe und Embryo des Samens im Längsschnitt, 8 : 1. (A—C u. E nach Reichenbach, D Orig. K.)

[1]) Nach M. N. Blytt, Norges Flora. Christiania 1861—76. Bd. 1, S. 381.

[2]) Nach F. Buchenau, Flora der nordwestdeutschen Tiefebene. 1894. S. 191.

3. Gattung. **Veratrum L. Germer.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

4. Veratrum album L. Weisser Germer. 5. V. nigrum L. Schwarzer G.

Die Germer-Arten sind hochwüchsige, sehr kräftig gebaute Stauden, die mit einer in den Boden eingesenkten knollig-fleischigen Grundachse ausdauern. Diese entwickelt vor der Blühreife nur oberirdische Scheinstengel mit röhrig ineinander geschobenen, geschlossenen Blattscheiden und dreizeilig angeordneten breiten Blattflächen, im blühbaren Alter aber auch eine unterwärts beblätterte Blütenstandsachse mit rispig angeordneten Blüten. Beide, in Europa allein vorkommenden, Arten sind vorwiegend Gebirgsbewohner, die gern truppweise auf Sumpfwiesen, quelligen Berglehnen oder in Gebirgswäldern zwischen lichterem Gebüsch auftreten. Da sie ihrer Giftigkeit wegen auf Gebirgsweiden vom Vieh nicht berührt werden, so bilden sie an solchen Plätzen oft die ausschließliche Hochstaudenvegetation. Habituell besitzen die vegetativen Sprosse von *Veratrum* eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *Gentiana lutea* u. andern, gleich hochwüchsigen Enzianarten.

Das Verbreitungsgebiet von *V. album* reicht von der Sierra de Estrella in Portugal (198) längs der Gebirgszüge des nördlichen Spaniens durch das südliche Frankreich, die ganze Alpenkette, einen Teil des Apennin, die Gebirgszüge der Balkanhalbinsel, die Karpaten, den Kaukasus und das Uralgebirge, dann quer durch Sibirien, die Altaigegend, Dahurien und das nördliche China[1]) bis nach Japan in der var. *grandiflorum*[2]). Zieht man zu ihrem Formenkreis auch die Unterart *V. viride* Ait., so schließt sich noch ein großer Teil des nordwestlichen Amerika von Alaska über die Felsengebirge Kanadas bis Oregon dem Wohngebiet der altweltlichen Art an. Diese ist nordwärts bis zur Insel Waigatsch[3]), sowie in Europa vom Ural durch die Gouvernements Perm, Nishni-Nowgorod, Wologda usw. bis Finnland, die Halbinsel Kola[4]) und Lappland bis zum Varangerfjord[5]) vorgedrungen. In Deutschland verbreitet sich *V. album* von den bayerischen Alpen über den Schwarzwald in die Vogesen, den schwäbischen Jura, die Sudeten, das mährische Gesenke und das Altvatergebirge bis in die Ebenen Oberschlesiens. Sein Formenkreis umfaßt mehrere Rassen, die z. T. eine lokal beschränkte Verbreitung haben; so das durch grünliche Blüten ausgezeichnete *V. Lobelianum* Bernh. in den Sudeten und der oberschlesischen Ebene, aber auch in Lappland, Finnland und den Pyrenäen, und *V. bosniacum* Beck mit unterwärts kahlen oder spärlich behaarten Blättern in den Gebirgen Bosniens und Montenegros. Ausgeschlossen bleibt die Gesamtart von dem atlantischen Nordwesteuropa, den hercynischen und baltischen Hügel- und Niederungslandschaften, sowie von dem warmen Mediterrangebiet. Niedere Wärmegrade und verkürzte Vegetationszeit setzen der Pflanze keine ihr unübersteigbare Schranke, wie ihr Vordringen bis 70° n. Br. und ihr Aufsteigen bis zu Gebirgshöhen von 2790 m im Kaukasus (139, S. 331) oder bis 2400 m im Wallis beweisen. Das von ihr vorzugsweise besiedelte Gebiet ist ein ziemlich breiter Höhengürtel zwischen 800 und 1600 m, in dem sie sich auf Sumpfwiesen in Gesellschaft von *Trollius europaeus*,

---

1) Im chinesisch-koreanischen Florengebiet kommen nach dem Katalog von Forbes und Hemsley (S. 147f.) 5 *Veratrum*-Arten vor: die Gattung steht also hier, ähnlich wie *Tofieldia*, auf der Höhe ihrer Artendifferenzierung.

2) Nach Botan. Jahresber. Bd. 20, 1892, Abt. 2, S. 113.

3) Feilden, nach Botan. Jahresber. Bd. 26. 1898, Abt. 2, S. 483.

4) Brotherus, nach Botan. Jahresber. Bd. 16, 1888, Abt. 2, S. 438.

5) Nach Blytt a. a. O. S. 304.

Ranunculus acontifolius, *Parnassia palustris* u. a., desgleichen auf quelligen Waldlichtungen mit *Adenostyles* und *Aconitum napellus*, oder auch noch höher zwischen den Beständen der Grünerle ansiedelt; seltener trifft man sie auf trockener *Calluna*-Bergheide, so (73, S. 156) am Altvater neben *Carex atrata*, *Homogyne alpina*, *Hieracium alpinum* u. a. Im illyrischen Florengebiet wächst sie teils auf Sumpf- und Voralpenwiesen, teils aber im Karstwald, sowie in Eichen- und Buchenwäldern (12, S. 208, 224, 263, 334, 377). Radde sah im Kaukasus die Pflanze vor den dichtschattigen Beständen des *Rhododendron caucasicum* „wie vor einer Mauer" Halt machen (139, S. 388). Ein gewisser stärkerer Grad der Belichtung und ausreichende Bewässerung des tief gehenden Adventivwurzelsystems scheinen ihre wichtigsten Lebensbedürfnisse zu sein.

Wesentlich beschränkter ist das Areal von *V. nigrum*, das in Europa von Süd- und Mittelrußland über die Karpaten, die dalmatinisch-illyrischen Gebirge und die österreichischen Alpen bis in das insubrische Seen- und Hügelgebiet der Lombardei und der Südschweiz übergreift, wo die Pflanze in Gesellschaft von *Cytisus nigricans*, *C. purpureus*, *Cirsium pannonicum* u. a. ihre Westgrenze erreicht (**19**, S. 57); sie wächst auch in der Kastanien- und Buchenzone des Monte Generoso am Luganersee (**19**, S. 205), desgleichen in der illyrischen Buschformation und im bosnischen Eichenwalde, sowie zwischen den Beständen von *Quercus brutia* in Nordalbanien (12, S. 214, 224, 245). Weiter verbreitet ist sie in Sibirien und in einigen Provinzen Chinas, wo sie die var. *japonicum* Bak. abspaltet, die auf Japan und Formosa wiederkehrt. Nach den Standortsangaben der Floren bewohnt sie außer Waldwiesen gern steiniges Gebüsch auf Kalkbergen und zeigt hierdurch mehr xerophile Neigungen als das entschieden hygrophile *V. album*. Ihre Höhengrenze, etwa bei 1600 m, beibt bedeutend hinter der der verwandten Art zurück.

Den Keimungsvorgang hat Irmisch (**94**, S. 134f.) an *V. nigrum* beobachtet (Fig. 133). Aus dem etwa 3,5 mm langen Samen tritt das stielförmig verlängerte Keimblatt, dessen Spitze im Endosperm stecken bleibt, in knieförmiger Biegung hervor; die Hauptwurzel ist von der ziemlich kurzen Kotyledonarscheide nur durch eine leichte Einschnürung abgegrenzt. Das Keimblatt scheint im normalen Fall immer unterirdisch zu bleiben. Im Laufe des ersten Jahres[1]) entfalten sich weiter keine Blätter, erst im nächstfolgenden Frühjahr tritt das erste grüne lanzettliche Laubblatt aus der Keimblattspalte über den Boden; bisweilen geht ihm ein weißes, nur an der Spitze ergrünendes Scheidenblatt voraus. Die Basis des Laubblattes umfaßt mit seiner übergreifenden Scheide ein zweites Scheidenblatt, in dessen Grunde die Anlage eines dritten Blattes sichtbar ist. Die Hauptwurzel hat sich inzwischen verlängert und verästelt, zugleich brechen einige Adventivwurzeln aus dem Scheidenteil des unterdessen abgestorbenen Kotyledon hervor. Der Keimungsvorgang zeigt also wesentliche Unterschiede gegenüber dem von *Narthecium*.

Der Wechsel zwischen Scheiden- und Laubblättern wiederholt sich auch in den folgenden Jahren, in denen die junge Pflanze mehr und mehr erstarkt und eine zunehmende Zahl von größeren Laubblättern produziert (Fig. 134). Diese sind nach der Divergenz von $^1/_3$ angeordnet und besitzen an der Scheidenmündung eine auffallende gekräuselte Behaarung, die auch an der erwachsenen Pflanze sich vorfindet. Die Achse nimmt mit jedem neuen Jahrgang an Dicke zu, aus ihr brechen neue längere und stärkere Nebenwurzeln hervor und ersetzen zuletzt die nach einigen Jahren verschwindende Hauptwurzel, nach deren Absterben auch die ältesten Teile der Achse von unten her zugrunde gehen. Die jungen Pflanzen

[1]) Die Keimung wurde von Irmisch erst im Monat August beobachtet; zu welcher Zeit sie unter natürlichen Bedingungen eintritt, wird von ihm nicht angegeben.

besitzen einige verdickte, quergerunzelte Nebenwurzeln (Fig. 134, 1), die jedenfalls als Zugwurzeln zu deuten sind. Hervorzuheben ist, daß an der Pflanze stets

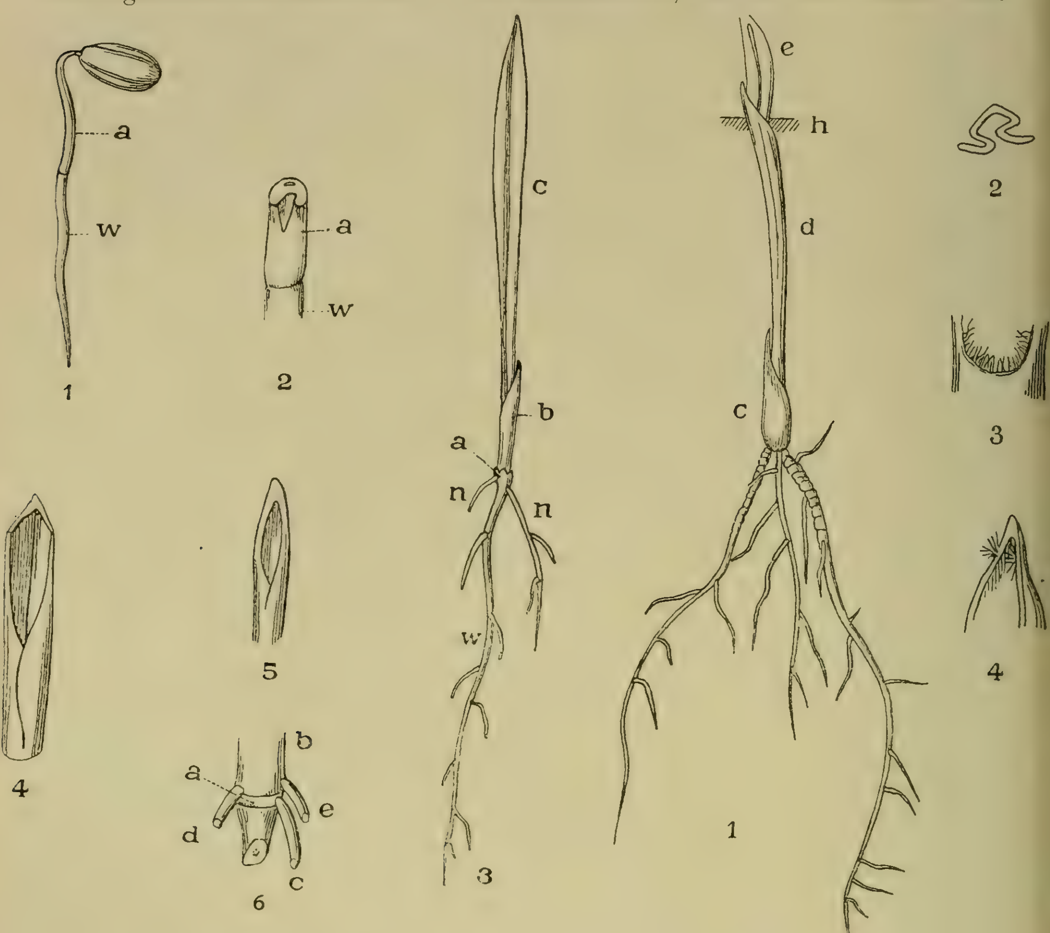


Fig. 133. *Veratrum nigrum.* Keimung. 1 Keimling anfangs August, die Flügel des Samens sind zerstört; 3 : 1. 2 Unterer Teil des Keimblattes a mit dem Scheidenspalt und oberer Teil der Hauptwurzel w; vergr. 3 Keimpflanze zu Ende Mai des zweiten Jahres; a Rest des Keimblattes, b Scheidenblatt, c Laubblatt, w Hauptwurzel, n Nebenwurzeln; 1 : 1. 4 Basis des Laubblattes, vergr. 5 Das von der Basis des Laubblattes eingeschlossene folgende Blättchen; vergr. 6 Basis des Scheidenblattes b; a Einfügungsstelle des Keimblattes, c, d, e drei nacheinander hervorgebrochene Nebenwurzeln; vergr. (Nach Irmisch).

Fig. 134. *Veratrum nigrum.* Erstarkungszustände. 1 Junge Pflanze Mitte April des dritten Jahres; c stehen gebliebener Teil des ersten Laubblattes, d darauf folgendes scheidenförmiges, nur mit der obersten Spitze über den Boden h tretendes Blatt, e noch nicht ausgewachenes, zusammengefaltetes Laubblatt; 1 : 1. 2 Dessen Knospenlage, vergr. 3 Scheidenmündung desselben, vergr. 4 Oberstes Ende des Scheidenblattes d; vergr. (Nach Irmisch).

ältere Jahrgänge von Achsen und Nebenwurzeln als von den alljährlich bis zur Basis absterbenden Blättern vorhanden sind; ohne lebensfrische Nebenwurzeln

ist sie in gesundem Zustande zu keiner Zeit (Fig. 135). Ihre Blühreife beansprucht eine sehr lange Reihe von Jahren; bis dahin überwintert sie stets durch ihre von den Blattbasen umhüllte Endknospe.

An der erstarkten Pflanze (vgl. 87, 94, 202, 118, 176, 5) bildet die tief liegende, schiefe Grundachse von *V. album* einen fleischig angeschwollenen, etwa 6 cm langen, nach unten kegelförmig verjüngten Körper, dessen Kopfende von zahlreichen borstenartigen Faserresten abgestorbener Blätter umgeben wird (Fig. 136). Diesen früheren Insertionsstellen entsprechen zonenartige Absätze, an denen man das Alter der Grundachse abschätzen kann. A. Meyer (118) hat an einem 6 cm langen Rhizom bis 16 solcher Zonen beobachtet, von denen etwa noch 10 lebensfähig waren; er ist der Meinung, daß die Pflanze mehr als 30 Jahre braucht, um blühbar zu werden. Aus dem letzten zweijährigen Zuwachsstück, das die in der laufenden Vegetationsperiode entfalteten, im vorhergehenden Jahre angelegten Blätter trägt, entspringt regelmäßig dicht unter dem Faserschopf ein Kranz frischer, noch weißer diesjähriger Adventivwurzeln; andere ältere Wurzeln, darunter solche bis zu einer Länge von 20 cm oder mehr, befinden sich an den tieferen Teilen der Grund achse. Sie sind in ihrem oberen Teil (118) infolge von Verkürzung, die von Turgoränderung herrührt, in der Regel stark quer gerunzelt und bewirken ein fortgesetztes Niederziehen und Einsinken in den Boden, sodaß die Pflanze trotz der alljährlich erfolgenden Verlängerung ihrer Stammspitze in gleichem Niveau unter der Erdoberfläche erhalten wird. Dies wurde schon von J. A. Tittmann[1]) bemerkt und später durch Irmisch (88) und H. de Vries (**194**) bestätigt. Wie oben erwähnt, spielen diese Zugwurzeln schon im Keimlingsleben der Pflanze eine Rolle.

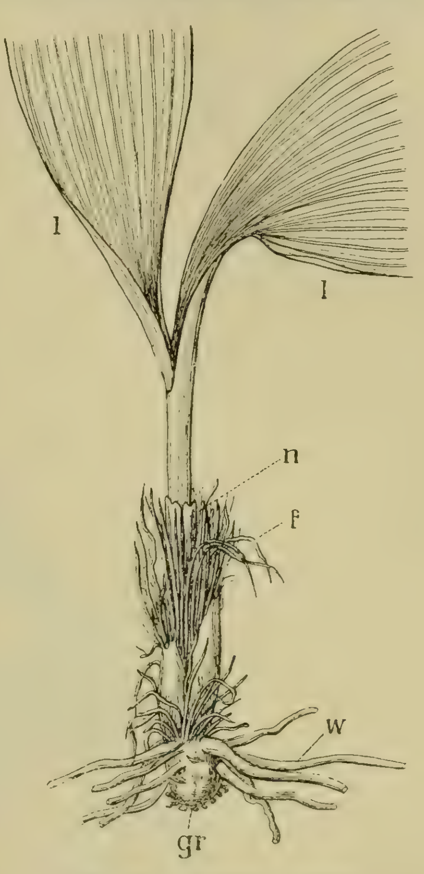


Fig. 135. *Veratrum nigrum.* Älteres Erstarkungsstadium einer noch nicht blühbaren Pflanze; gr Grundachse, f Faserreste vorjähriger Blätter, n Niederblätter, l Laubblätter, w Nebenwurzeln. 3:4. (Nach Reichenbach.)

Je nachdem die Grundachse sich im blühbaren Zustande befindet oder nicht, sind auch die Wuchsverhältnisse und der Sproßaufbau etwas verschieden. Für die rein vegetativen Sprosse hat Irmisch (94, S. 136) nachgewiesen, daß ihnen ein gestreckter oberirdischer Stengel fehlt und „der scheinbare Stengel von den langen Scheiden der Laubblätter gebildet wird". Der Längsschnitt durch das kegelförmige Rhizom solcher Sprosse nebst den aufsitzenden diesjährigen Blattbasen, sowie der in entsprechender Höhe geführte Querschnitt lassen die im Sommer bereits weit vorgeschrittene Endknospe erkennen, die in dem abgebildeten Stadium (Fig. 137 A und B) etwa 7 cm lang und 1 cm dick war. Sie wird von einer großen Zahl junger Blätter umgeben, die eine zickzackförmig eingefaltete Knospenlage

[1]) J. A. Tittmann. Die Keimung der Pflanzen usw. Dresden. 1821.

mit abwechselnd aus- und einspringenden Winkeln zeigen (Fig. 137 D). Diese charakteristische Faltung tritt übrigens nach Irmisch andeutungsweise schon an dem ersten Laubblatt der Keimpflanze auf (Fig. 134, 2). In ihrem Umkreise wird die Endknospe ausschließlich von den röhrenförmig geschlossenen Scheiden der diesjährigen Laubblätter — an dem abgebildeten waren es 13 — umgeben. Die untersten sind offene Scheidenblätter ohne jede Spreite, die folgenden mit deutlich entwickelten Spreiten haben bereits vollkommen ringsum greifende Scheiden,



Fig. 136. *Veratrum album.*
Grundachse und Basis eines Laubsprosses; 3 : 4. (Orig. Dr. R. Kirchner, nach einer Skizze von E. Loew.)

und je weiter nach innen, um so länger werden die ineinander geschobenen Scheiden; beim Austreiben der Blätter treten sie allmählich auseinander hervor (Fig. 138). So kommt ein hohler, bis 1 m hoher Scheinstengel zustande, der nur von den zahlreichen, dicht aneinander liegenden Blattscheiden gebildet wird; der Achsenteil, der die Laubblätter trägt, bleibt gestaucht und erreicht nur eine Länge von 6—9 mm. Eben so viel beträgt naturgemäß der jährliche Längenzuwachs der Grundachse die außerdem stark in die Dicke wächst. Am

blühreifen Rhizom wächst dagegen die Endknospe zu einem gestrecktgliederigen blütentragenden, bei *V. album* $1^1/_2$—$1^3/_4$ m hoch werdenden Stengel aus, der nach der Fruchtreife abstirbt. Es entwickelt sich dann neben dem Blütenstengel in der Achsel des nächststehenden Laubblattes eine kräftige Verjüngungsknospe (Kraftknospe), die die Rolle der früheren Endknospe übernimmt. Hierdurch wird zugleich der Übergang des monopodialen Wuchses in den sympodialen herbeigeführt. In manchen Fällen treten statt der einen Kraftknospe in den Achseln von 2—3 nächstoberen Blättern überzählige Erneuerungsknospen auf; selbst an

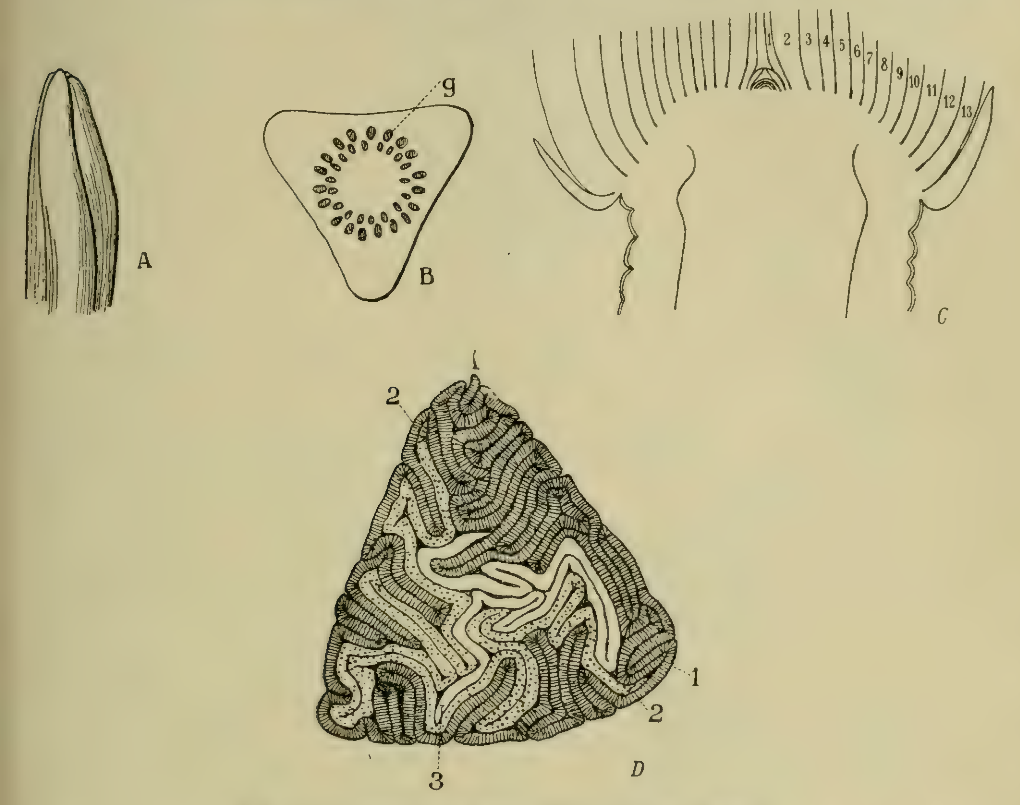


Fig. 137. *Veratrum nigrum.* Bau der Laubknospe.
A Seitenansicht der innersten, die Endknospe einschließenden Blätter; 2 : 1. B Querschnitt der Knospenachse, g Gefäßbündel; 3 : 1. C Längsschnitt durch die Spitze der Grundachse mit der Endknospe, 1—13 die Basen der von innen nach außen aufeinander folgenden Laubblätter; 4 : 1. D Querschnitt der Laubtriebspitze, zeigt die Knospenlage von 3 durch Schraffierung unterschiedenen Laubblättern 1, 2, 3; 6 : 1.
(A u. B Orig. Loew, C u. D Orig. Kirchner.)

den unterhalb des Blütenstandes stehenden Stengelbättern können sich kleine reduzierte Achselknospen entwickeln. Irmisch gibt das Vorkommen von 2—3 oberirdischen Trieben nebeneinander aus einem und demselben Rhizom an. Nach dem Blühen scheinen im folgenden Jahre oder sogar mehrere Jahre hindurch wieder nur rein vegetative Sprosse gebildet zu werden.

A. Meyer hebt die Ähnlichkeit der *Veratrum*-Grundachse, deren Kopf von einer großen Zahl zeitweilig persistenter Laubblattbasen umgeben wird (Fig. 137 C), mit einer Zwiebel hervor, und in der Tat ist ökologisch zwischen beiden kaum

ein erheblicher Unterschied vorhanden, da in beiden Fällen die unterirdisch aufgespeicherten Reservestoffe der im Frühjahr austreibenden Erneuerungsknospe, mag sie endständig oder blattachselständig sein, zugeführt werden.

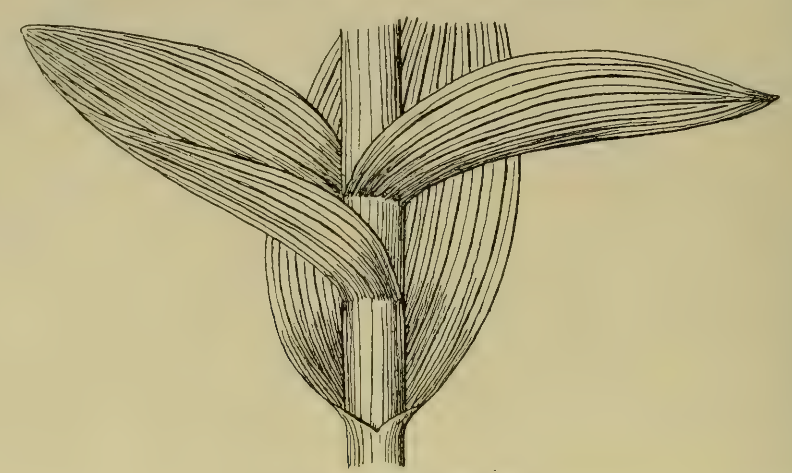


Fig. 138. *Veratrum album.*
Stück vom unteren Teil eines beblätterten Scheinstengels; 1:2. (Orig. n. einer Skizze v. Loew.)



Fig. 139. *Veratrum nigrum.*
Aus der Erde hervorwachsender Sproß, Anfang März; 3 : 4.
(Orig. H. Astheimer.)

Areschoug hat (5, S. 49) auf die Einrichtungen aufmerksam gemacht, welche beim Durchwachsen des Erdbodens die zarten inneren Teile der im ersten Frühjahr austreibenden Knospen (Fig. 139) schützen. Diese sind zunächst von den Faserresten der älteren Blätter umgeben, und außerdem laufen die basalen, dicht aneinander gelegten Niederblätter des jungen Lichtsprosses in eine dicke, steife dreikantige Spitze aus, die zum Durchstoßen des Bodens besonders geeignet erscheint. Das Austreiben kann bei milder Witterung schon im März erfolgen.

Der Sproßaufbau von *V. nigrum* weicht nach den Beobachtungen von Irmisch und A. Meyer nicht wesentlich von dem der Hauptart ab; letzterer gibt an, daß die Grundachse kurzlebiger sei und auch ihre Blühreife früher, meist schon in 5 Jahren, eintrete. Ein charakteristischer Geruch des Rhizomes soll bei beiden Arten vorhanden sein und bei *V. album* schwach an Knoblauch erinnern. Die von Irmisch nur für *V. nigrum* angegebene morphologische Eigentümlichkeit, daß die neben einem Blütenstengel angelegte Erneuerungsknospe nicht mit Scheidenblättern, sondern sogleich mit einem Laubblatte beginnt, scheint bei *V. album* zu fehlen, da hier die jungen hervortretenden Sprosse immer die vorher erwähnte Niederblatt-Schutzeinrichtung aufweisen.

Seiner Adventivwurzelbildung nach wird *Veratrum* von Freidenfelt (68, S. 149) zu dem *Asparagus*-Typus mit groben langen tiefgehenden, meist nur wenig verzweigten Haftwurzeln gerechnet, wie sie auch bei andern Rhizompflanzen nicht selten vorkommen und sich von den feineren Saugwurzeln der Zwiebelpflanzen unterscheiden. Eine Speicherfunktion, die einzelnen Formen des *Asparagus*-Wurzeltypus, z. B. *Asphodelus*, zukommt, fehlt bei *Veratrum*, das dafür in seiner Grundachse und den diese umschließenden Blattbasen ein ausgezeichnetes Speicherorgan besitzt.

Die seitliche Ausbreitungsfähigkeit durch Wandersprosse und durch Bildung von Seitenzweigen ist an den stark gestauchten, ein Mittelding zwischen Rhizom, Knolle und Zwiebel darstellenden Grundachsen von *Veratrum* im Gegensatz zu *Tofieldia* und *Narthecium* wenig ausgiebig. Doch erwähnt Irmisch (87, S. 121) für *V. nigrum* das Vorkommen von Ausläufern mit Vermehrungsknospen an den Spitzen; bei *V. album* sind solche bis jetzt noch nicht beobachtet worden.

Der anatomische Bau von *Veratrum* läßt nach R. Schulze (168, S. 347) im allgemeinen entsprechend der an feuchte Standorte gebundenen Lebensweise keine besonders stark xerophil ausgesprochenen Merkmale erkennen. Dagegen macht der hohe Wuchs der Laubsprosse und ihre breit ausladenden Blattflächen eine starke Entwicklung des mechanischen Systemes sowohl im Scheinstengel und in der blütentragenden Achse, wie in den zahlreichen, die Blattspreite stützenden Längsrippen notwendig. Der Bau der Gefäßbündel ist überall der normale. In der jugendlichen gestauchten Achse fand Loew einen doppelten Bündelkreis mit etwa 20 peripheren Strängen angelegt. Der Scheinstengel zeigt eine mechanische Konstruktion, die augenscheinlich dem Bauprinzip des einfachen Hohlzylinders entspricht, doch fehlt hier der ununterbrochene Sklerenchymring, an dessen Stelle die von mechanisch gestützten Einzelsträngen durchzogenen, dicht übereinander gelegten Ringlamellen der Blattscheiden getreten sind. Der Durchmesser des Hohlzylinders beträgt an seiner Basis etwa 3 cm, seine Wandstärke etwa 1 cm; diese nimmt nach oben hin allmählich ab, da mit jedem höheren Blatt die Zahl der die Wand aufbauenden Röhrenlamellen um eine sinkt.



Fig. 140. *Veratrum nigrum.* Querschnitt durch die Grundachse, die Gefäßbündel schraffiert; 8 : 1. (Orig. Kirchner.)

Bezüglich des anatomischen Baues der Grundachse (Fig. 140) hebt A. Meyer (118) als charakteristisch die Bildung einer eigenartigen „Metadermis“ an der schwarzbraun gefärbten Oberfläche des Organes hervor, wodurch das stärkeführende Innengewebe geschützt wird. Es beruht nicht auf der Tätigkeit eines Phellogenes, sondern die Wände der äußeren Lagen des Rindengewebes nehmen eine braune Färbung an und werden in Schwefelsäure unlöslich. Der Gefäßbündelzylinder wird von einer wellig verlaufenden Endodermis umschlossen, deren Zellen mit nach innen gewendeten C-Verdickungen versehen sind; aus den Blättern treten kollateral gebaute Stränge in das Anastomosennetz des Zylinders über, in dessen Mitte auch horizontal verlaufende Bündel vorkommen; die vereintläufigen Stränge sind konzentrisch gebaut mit dem Bastteil in der Mitte; nur die der Endodermis angelagerten Bündel entbehren an ihrer Außenseite des Holzteiles. Seignette (175) betont vorzugsweise die mächtige Entwicklung des Rindenparenchymes und des verbindenden Grundgewebes; von Reservestoffen

fand er, ebenso wie A. Meyer, Stärke und Glukose in den jüngeren Rhizomteilen abgelagert.

Die Anordnung der primären Gewebe in der Wurzel wurde von Holfert[1]) beschrieben; eine Abbildung des Querschnittes des Wurzel-Zentralzylinders gibt Tschirch[2]) (Fig. 141).

Die großen, breit-elliptischen Blattspreiten sind stark längsfaltig, bei *V. album* unterseits in der Regel weichhaarig (bei der Rasse *bosniacum* Beck und der var. *croaticum* Beck kahl oder fast kahl), bei *V. nigrum* beiderseits

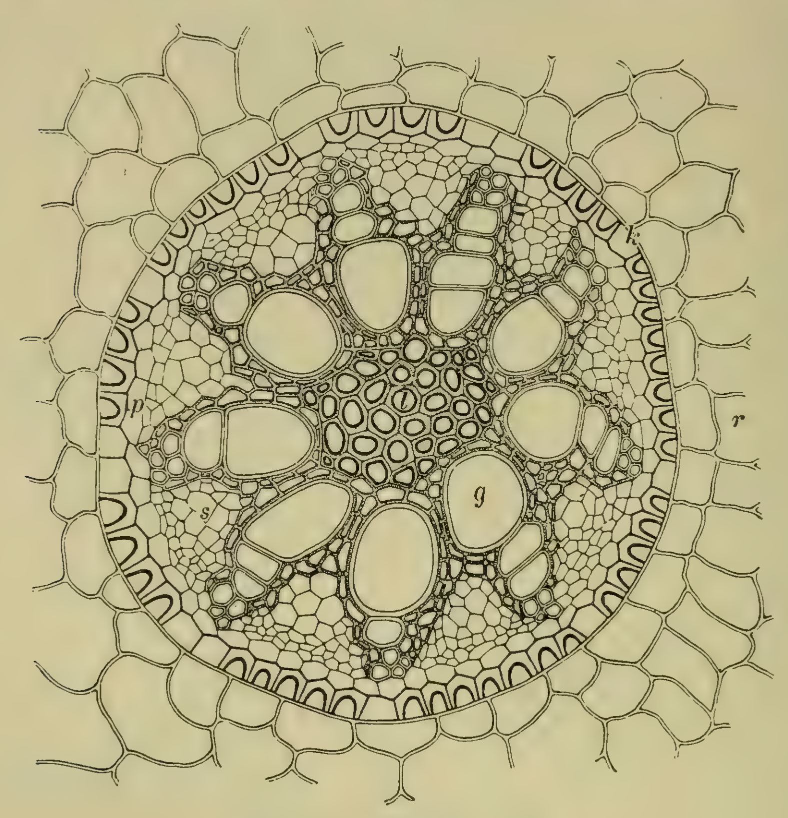


Fig. 141. *Veratrum album.*
Querschnitt durch den Zentralzylinder einer Wurzel; r Rindenparenchym, k Endodermis, p Perikambium, s Siebteile, g Gefäße. (Nach Tschirch).

kahl. Im jungen Zustande treten auf der Epidermis mehrzellige, oft verzweigte Haare auf, die Irmisch bei *V. nigrum* besonders von der Scheidenmündung als „bartförmig gekräuselte Anhänge" beschreibt. Eine bemerkenswerte Einrichtung zur Ableitung des Regenwassers besitzen die Blattflächen in den scharf ausgekehlten Längsrinnen, die den Nerven von der Blattspitze bis zur Scheide folgen und schon durch die früher erwähnte faltenfilterähnliche Knospenlage vorbereitet sind. Kerner (**95**) zeigte, wie das auffallende Wasser längs dieser Rinnen herabläuft und aus dem Sammelbassin der Blattbasis wie aus einem

---

[1]) Archiv der Pharmacie. 1889, S. 481 ff.

[2]) Angewandte Pflanzenanatomie. 1889, S. 367.

Ausguß über die Scheiden am Stengel herabfließt, sodaß die Blattfläche rasch trocken gelegt wird. Auch Hansgirg (66, S. 106) bezeichnet mit derartigen Faltungen versehene Blätter als „Regenblätter". Bei *Veratrum* muß das zentripetal abgeleitete Regenwasser im Erdboden dem Adventivwurzelsystem zugeführt werden, welches sich vorzugsweise in senkrecht oder schräg absteigender Richtung entwickelt. Der an der Stengelbasis so auffallende Faserschopf der abgestorbenen Blattscheiden wirkt wie ein Wasser aufsaugender Schwamm und hält das in ihm angesammelte Wasser auch in trockenen Perioden längere Zeit zurück. Die an der Scheidenmündung vorhandene „bartartige" Behaarung dürfte, ähnlich wie bei den Gräsern, als besonderes Schutzmittel gegen das Eindringen des herabfließenden Regenwassers zwischen die Blattscheidenröhren aufzufassen sein. Daß der bogenförmige Verlauf der Blattnerven und ihr mechanisch leistungsfähiger Gewebeaufbau die Elastizität der Blattspreite erhöht und sie bei Aufprallen heftiger Regengüsse und Hagelschauer widerstandsfähig macht, braucht nicht näher ausgeführt zu werden. Besonders kräftig ist die Mittelrippe des Blattes entwickelt, und dementsprechend zeichnet sich das in ihr liegende Gefäßbündel durch Größe des Querschnittes aus; auch jedes dritte oder vierte folgende Gefäßbündel ist stärker gebaut als seine Nachbarn; die Gefäßbündel sind kollateral und durch zahlreiche Querbrücken miteinander verbunden. Das mittlere Bündel ist an seiner Unterseite durch ein bis zur Epidermis reichendes Sklerenchymbündel verstärkt, und in schwächerem Maßstabe wiederholt sich diese Verstärkung auch bei den übrigen stärkeren Gefäßbündeln des Blattes. Die Epidermis der Blattunterseite enthält zahlreiche kleine Spaltöffnungen, die der Oberseite ist frei davon, ihre Zellen sind höher; besonders ist das über der Mittelrippe der Fall, an die sich auch gegen die Oberseite hin ein sklerotisches Gewebe anschließt, welches allmählich in eine Gruppe großer chlorophylloser, bis zur Epidermis reichender Zellen übergeht. Im übrigen sind für den Bau des Blattes die durch Diaphragmen abgeteilten Luftkammern bezeichnend, die auch von De Bary (32, S. 227) angegeben werden. Das Assimilationsgewebe ist ein Schwammparenchym; der Blattrand ist durch verdickte Zellen verstärkt, die als Hypoderm in 1—2 Reihen unmittelbar unter der Epidermis liegen (5, S. 36—38; 167, S. 302).

Ein allen Teilen von *Veratrum* eigentümliches Schutzmittel bilden Giftstoffe, die das Laub der Pflanze den Weidetieren, selbst den gefräßigen Ziegen (95), widerlich machen und vor ihren Angriffen sichern. Auf Gebirgsweiden sind dadurch die Germer in hervorragendem Grade andern Gewächsen gegenüber im Vorteil, wozu noch kommt, daß sie wegen ihrer tief liegenden unverwüstlichen Grundachsen selbst unter den Tritten des Rindviehes wenig leiden und allmählich immer von neuem wieder hervorwachsen. Von giftigen organischen Basen sind im Rhizom von *V. album* nachgewiesen: Jervin, Rubijervin, Pseudojervin, Protoveratrin und Protoveratridin, alle an die mit Chelidonsäure identische Jervasäure gebunden. Das Rhizom enthält 0,19928—0,93280 % Gesamtalkaloide[1]; die Blätter besitzen den geringsten Alkaloidgehalt, in den Samen ist er etwas höher[2].

Der Blütenstand von *Veratrum* (Fig. 142) wird an der Endknospe der Stammspitze bereits in der dem Blühjahre vorausgehenden Vegetationsperiode angelegt. Er wächst im Laufe des Frühjahres bis zu der im Juni, Juli oder August eintreten-

[1]) Nach Bredemann in Apoth.-Zeitg. 1906. S. 41.

[2]) Als Medizinalpflanzen haben die Germerarten bei Chinesen und Japanern seit uralter Zeit in Ansehen gestanden; auch Theophrast, Dioskorides und Plinius haben ihre toxikologische Wirkung bereits gekannt, da man allgemein und jedenfalls mit Recht den ἐλλέβορος λευκός der Griechen als *Veratrum album* deutet. (Vgl. besonders K. Sprengel, Theophrasts Naturgeschichte der Gewächse. Altona 1822. Bd. 2, S. 364—368).

den Blütezeit zu einem unterwärts mit (5—8) Laubblättern besetzten, oberwärts Hochblätter tragenden, verzweigten Sproßsystems aus, das von Eichler (50) u. a. als eine aus ährigen Trauben zusammengesetzte Rispe bezeichnet wird. Die Infloreszenz von *V. album* zeigt einen mehr pyramidenförmig verzweigten, die von *V. nigrum* einen ährenförmig zusammengedrängten Wuchs; bei beiden Arten stehen die Blüten nebst ihren Tragblättern ziemlich dicht beisammen. Nach Wydler (202, S. 148 f.) erfolgt die Entfaltung der Seitentriebe absteigend, die



Fig. 142. *Veratrum.* Blütenstand.
A Ende der Infloreszenz von *V. album* var. *Lobelianum.* B Teil der Infloreszenz von *V. nigrum.* 1 : 1. (Nach Reichenbach)

der Blüten aber aufsteigend, und die Stellung der Tragblätter am Blütenstand geht aus $^1/_3$ in $^3/_5$, $^5/_8$ und $^5/_{13}$ über. Vorblätter fehlen der Einzelblüte, doch läßt sich vielleicht nach den Stellungsverhältnissen an abnorm-dimeren Blüten auf die ursprüngliche Anlage von 2 seitlichen Vorblättern schließen.

Die aktinomorphe Blüte wird in der Achsel ihres behaarten Tragblattes an einem kurzen Stiel schräg nach aufwärts gerichtet. Im geöffneten Zustand breitet sie ihre 6 mehrnervigen lanzettlichen, am Grunde etwas verwachsenen

und unterwärts auch mit dem Fruchtknoten und den Staubfäden verbundenen Perigonblätter mehr oder weniger flach aus. Die 6 Staubblätter haben kräftige Filamente und nierenförmige, nach außen mit 2 Klappen sich öffnende Antheren. Diese überragen das aus 3 oberwärts getrennten Fruchtblättern zusammengesetzte Gynäceum, dessen zurückgekrümmte Griffel je eine kleine kopfige Narbe tragen. Blütenanomalien wurden mehrfach beschrieben[1]). Unsere beiden Arten sind im Blütenbau nicht wesentlich verschieden. *V. album* (Fig. 143) entwickelt etwas größere,

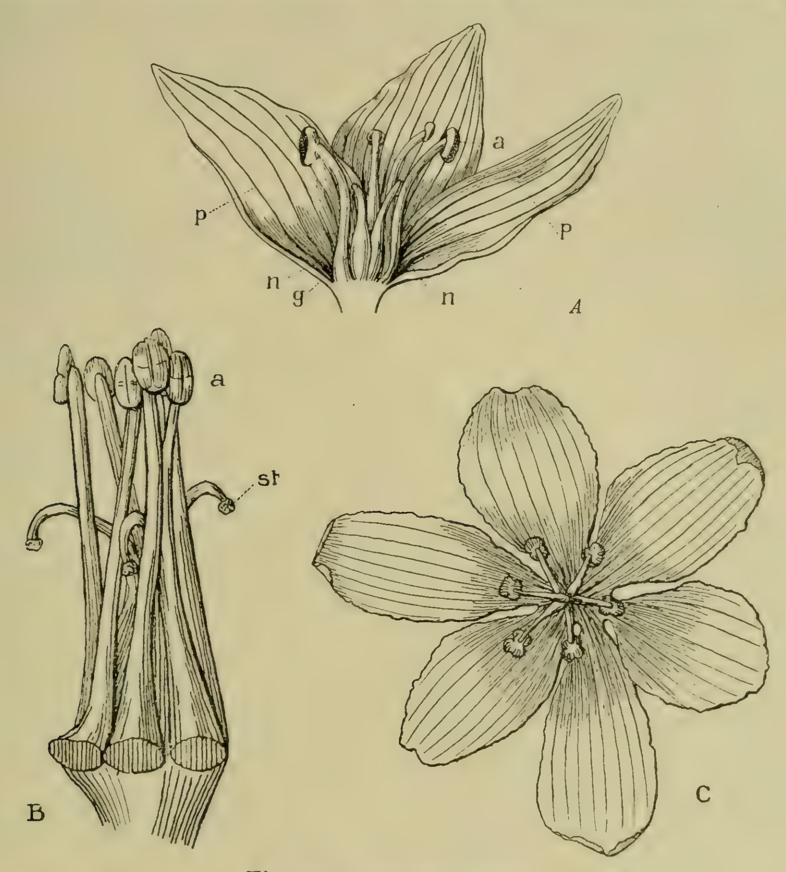


Fig. 143. *Veratrum album.*
A Zwitterblüte im ersten, männlichen Zustand, längs durchschnitten; 3 : 1. B Geschlechtsorgane einer älteren, im weiblichen Zustand befindlichen Zwitterblüte mit entleerten Antheren und entwickelten Narben; 7 : 1. C Männliche Blüte von oben gesehen; 3 : 1. a Antheren, st Narben, g Pistill, p Perigonblätter mit Nektarien n am Grunde. (A Orig. Loew, B und C nach H. Müller.)

15—20 mm im Durchmesser haltende, außen grüne, innen weißlich oder (bei var. *Lobelianum* Rchb.) gelb- bis trübgrün gefärbte Blüten auf kürzeren, etwa $^1/_3$ der Perigonblattlänge erreichenden Stielen; die Ränder der Blütenhüllblätter sind fein fransig bewimpert. Der behaarte Fruchtknoten enthält in seinen drei Fächern etwa 24 Samenanlagen, die im oberen Teil einreihig, im unteren in zwei Längsreihen auf jeder Plazenta sitzen; die allmählich in den Fruchtknoten über-

[1]) Vgl. O. Penzig, Pflanzenteratologie. Bd. 2. 1894. S. 430.

gehenden Griffel zeigen an ihrer Innenseite eine Längsrinne, die in ein Fruchtknotenfach einmündet; die spitzen Narben tragen auf ihrer konvexen Oberfläche Narbenpapillen von 48 μ Länge; das leitende Gewebe in der Rinne des Griffels nimmt die inneren Ränder ein und beschränkt sich auch im Fruchtknoten auf die verwachsenen Karpellränder (181, S. 19). Bei *V. nigrum* (Fig. 144) sind die etwas weiter geöffneten Blüten nur 14—15 mm im Durchmesser, und ihre Stiele etwa von der Länge des Perigons, dessen Farbe dunkelviolett bis braun ist. Während bei *V. album* in den Zellen der Blütenblätter zahlreiche Chlorophyllkörner neben farblosem Zellsaft vorhanden sind, enthalten sie bei *V. nigrum* karminroten Zellsaft, der in Zusammenwirkung mit den Chlorophyllkörnern die eigentümliche Blütenfärbung hervorruft (121, S. 66). Zur Blütezeit führen die Perigonblätter reichlich Glukose, und auch Raphidenbündel finden sich bei beiden Arten, jedoch bedeutend reichlicher bei *V. nigrum*, dessen Blüten dadurch gegen Schneckenfraß besser geschützt erscheinen. Das Gynäzeum ist bei *V. nigrum* kleiner als bei *V. album*, der Fruchtknoten glatt, scharf 3kantig, mit zahlreichen Raphidenzellen in seinem Gewebe; die Griffel sind verhältnismäßig kürzer als bei *V. album* (181, S. 20). Die goldgelben ovalen Pollenkörner beider Arten zeigen eine Längsfalte (**139**, S. 78) und eine maschig-netzförmige Exine (**45**, S. 30).

Die Bestäubungseinrichtung ist bei beiden *Veratrum*-Arten ähnlich (**145**, S. 41; **169**, I, S. 191; **10**, S. 47; **99**, S. 5). Sie sind andromonözisch mit protandrischen Zwitterblüten. Bei *V. album* (Fig. 143), welches in selteneren Fällen auch androdiözische Geschlechterverteilung aufweist, springen in den Zwitterblüten kurze Zeit nach ihrem Aufgehen zunächst die Antheren des äußeren Kreises an den nach außen gebogenen Filamenten auf, einen Tag später öffnen sich auch die inneren Antheren. Nach ihrer Entleerung richten sich die Staubblätter steif in die Höhe, und am dritten Tage nach dem Aufblühen biegen sich die vorher aufwärts gerichteten Griffelenden nach außen und unten, während ihre bisher unentwickelte Narbe empfängnisfähig wird. Durch diese starke Protandrie ist Selbstbestäubung in den ersten Stadien des Blühens sicher verhindert, später spontane Autogamie durch Pollenfall wohl nicht ausgeschlossen. Besuchende Insekten müssen in jüngeren, im männlichen Zustand befindlichen Blüten infolge der bogenförmig übergeneigten Stellung der Filamente und der nach unten gekehrten Pollenstreuflächen, wenn sie sich auf Perigonblätter setzen, stets an ihrem Rücken mit Pollen beladen werden, den sie in älteren Blüten auf den geschlechtsreifen Narben absetzen, da diese jetzt genau an der Stelle in der Blüte stehen, wo vorher sich die offenen Antheren befanden; sie vollziehen also mit großer Sicherheit Fremdbestäubungen. Die Blüten, welche einen auffallend widerlichen Geruch entwickeln, sondern an der Basis der Perigonblätter, nach den Beobachtungen von Loew im Algäu besonders aus zwei hervortretenden grünen Schwielen, Nektar in flacher, offen liegender Schicht aus. Die ausschließlich der Fremdbestäubung dienenden männlichen Blüten treten in andromonözischer Verteilung ganz allgemein auf, und zwar in den Alpen nach H. Müller an späteren schwächlichen Seitenzweigen, nach Loew (bei Oberstdorf) an der Spitze der Seitenzweige; im Riesengebirge beobachtete sie A. Schulz besonders an den unteren Sekundärachsen, während an den oberen und in der Endähre nur nach der Spitze zu vereinzelt Blüten mit nicht völlig tauglichen Narben vorkamen. Die männlichen Blüten sind nicht größer als die zwitterigen, Loew fand sie sogar mit einem Durchmesser von 16 mm etwas kleiner als die Zwitterblüten, deren Durchmesser 20 mm betrug; das Pistill kann in ihnen so rudimentär werden, daß es äußerlich gar nicht hervortritt. Rein männliche Stöcke, die Müller im Albulatale nicht selten auffand, waren dort schwächlich, im Riesengebirge, wo sie Schulz selten sah, von kräftiger Entwicklung. Die Blüten, die als offene Nektarblumen mit Anpassung an

allotrope kurzrüsselige Bestäuber zu bezeichnen sind, werden vorwiegend von *Dipteren*, und zwar besonders von *Musciden*, besucht; daneben finden sich noch (in Tirol, **102**) kleine Käfer, ausnahmsweise auch *Bombus hortorum* ein.

Bei *V. nigrum* (Fig. 144) konnte Kirchner an (im Hohenheimer bot. Garten) kultivierten Exemplaren weder Duft noch Nektarabsonderung wahrnehmen, doch dürfte eine solche wohl an wild wachsenden, unter günstigen Lebensumständen vegetierenden Pflanzen kaum fehlen. Die Zwitterblüten, die Kirchner (**99**) anfänglich allein beobachtet hatte, zeichnen sich durch noch ausgeprägtere Protandrie aus, die den Eintritt von Autogamie ganz verhindert. Während des männlichen Zustandes sind die Blüten so weit geöffnet, daß das Perigon sich

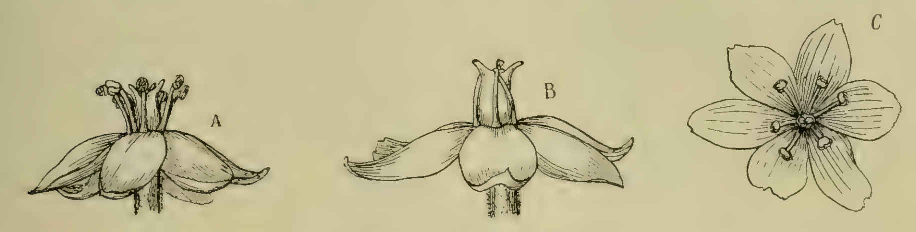


Fig. 144. *Veratrum nigrum.*
A Zwitterblüte im ersten, männlichen, B im zweiten, weiblichen Zustand, C männliche Blüte von oben gesehen; 3:1. (Orig. Kirchner.)

etwas nach hinten zurückschlägt und der Durchmesser der Schaufläche nur 14—15 mm beträgt; die Filamente spreizen sich nach außen und wenden, ohne sich an der Spitze merklich zu krümmen, die mit Pollen bedeckte Antherenfläche nach außen; die drei Griffel stehen strahlig auseinander gespreizt in der Mitte der Blüte, haben aber ihre Narben noch nicht ausgebildet. Indem die Antheren verstäuben, richten sich die Filamente gerade in die Höhe, nachdem ihre Antheren abgefallen sind, legen sie sich über dem Fruchtknoten dicht zusammen; jetzt erst kommen an der Spitze der Griffel die Narben zum Vorschein, und gleichzeitig breitet sich das Perigon flach aus, sodaß sich seine Schaufläche etwas vergrößert. Später beobachtete Kirchner auch die bereits von Hildebrand (**73**, S. 11) erwähnten männlichen Blüten, die sich am Ende der Blütezeit entwickeln und in Gruppen zahlreich beisammen stehend einzelne Verzweigungen im unteren Teile des Blütenstandes einnehmen; sie sind etwas kleiner als die zwitterigen, besitzen einen sehr kleinen verkümmerten Fruchtknoten und Staubblätter, die mitten in der Blüte aufrecht beisammen stehen und ihre Antheren gleichzeitig öffnen. An den Blüten, die Hansgirg[1]) ohne ausreichende Begründung als Ekelblumen bezeichnet, wurden entsprechend ihrer braunroten Farbe als Besucher fast nur Fliegen, außerdem auch ein kleiner Käfer beobachtet (**99**, **102**).

Auf die in der Regel ausgiebige Bestäubung der Blüten folgt bald eine karpotropische Aufwärtsbiegung der jungen Fruchtstiele (**62**, S. 96), und während das Perigon eintrocknet, entwickeln sich die Fruchtknoten zu eiförmigen vielsamigen Kapselfrüchten, die am freien Teil der Fruchtblätter nach innen aufspringen (Fig. 145). Die in den Innenwinkeln der Fruchtfächer befestigten Samen (Fig. 146) sind etwa 10—15 mm lang, 5—6 mm breit und 2 mm dick, von länglich elliptischer Gestalt und mit einem mantelartigen, lufthaltigen und zerbrechlichen Außengewebe versehen, welches am Rande den Samen flügelartig umzieht; an Stelle

[1]) A. Hansgirg. Neue Beiträge zur Pflanzenbiologie usw. Botan. Centralbl. Beihefte, Bd. 12, 1902, S. 275.

dieser Vorsprünge finden sich bisweilen narbenartige Schwielen (94, S. 134). Besondere Schutzmittel sind an der Samenschale, die bei *V. album* gelblichweiß, bei *V. nigrum* hellbraun gefärbt ist, nicht zu erkennen. K. Overhage (127) fand die Wandungen der Endospermzellen dünn und ohne Plasmodesmen, während

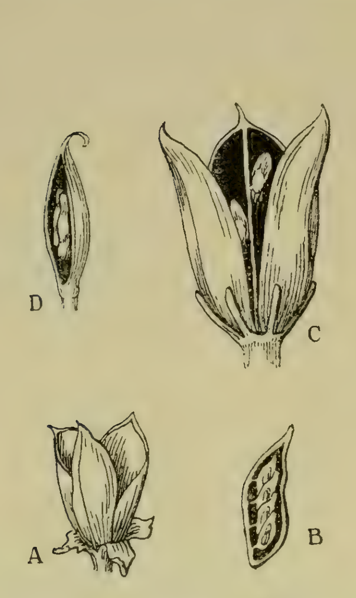


Fig. 145. *Veratrum.* Früchte. A aufgesprungene Kapsel von *V. album*, B Fruchtfach mit Samen; vergr. C aufgesprungene Kapsel von *V. nigrum*, D Fruchtfach mit Samen; vergr. (Nach Reichenbach.)

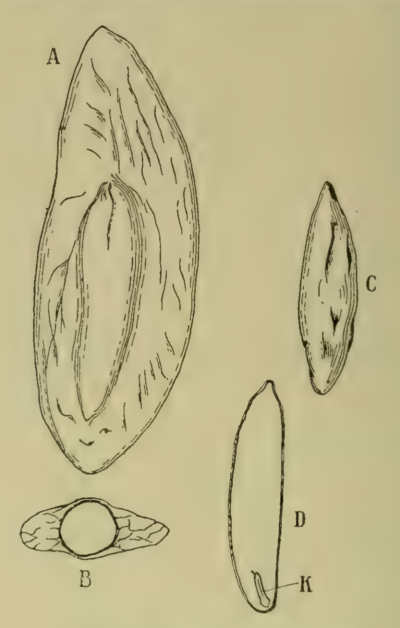


Fig. 146. *Veratrum nigrum.* A Same mit seiner Hülle, B derselbe im Querschnitt, C Same ohne Hülle, D derselbe im Längsschnitt mit dem Keimling K; 4 : 1. (Orig. Kirchner.)

bei dem verwandten *Colchicum* solche vorkommen. Die Aussäung erfolgt jedenfalls auf anemochorem Wege, da die Samen durch ihre flache Gestalt, die häutigen Anhängsel und das durch den Luftgehalt der Schale bedingte geringe spezifische Gewicht für den Windtransport sehr geeignet erscheinen.

4. Gattung. **Colchicum L. Zeitlose.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

Die Mehrzahl der mitteleuropäischen *Colchicum*-Arten, darunter *C. autumnale* L., pflegt alljährlich im Herbst die zarten, meist lila oder hellviolett gefärbten Blüten ohne Laub, gleichsam nackt, aus der unterirdischen Stammknolle über die Erde treten zu lassen, während erst in der folgenden Vegetationsperiode die Laubrosette nebst der kurz gestielten Frucht erscheint. Indessen findet sich diese Lebensgewohnheit nur bei der danach benannten Gruppe der *Hysteranthia*, zu der außer unserer Herbstzeitlose noch *C. Bivonae* Guss., *C. neapolitanum* Ten., *C. longifolium* Cast., *C. Kochii* Parl., *C. alpinum* Lam. et DC. und *C. arenarium* W. et K. gehören. Ihnen steht eine kleinere Anzahl von Arten, die Gruppe der *Synanthia*, gegenüber, bei denen Blätter und Blüten gleichzeitig entfaltet werden, und zwar bei *C. montanum* L. ex p. (*C. triphyllum* Kunze) im Frühling,

bei *C. Bertolonii* Stev. im Herbst; beide Species stehen im übrigen einander so nahe, daß sie von Ascherson und Graebner (4, S. 19 f.) zu einer Gesamtart zusammengezogen werden[1]). Alle genannten Arten sind vorwiegend Bewohner von Gebirgswiesen, doch weichen sie in ihren Ansprüchen an Klima und Boden. und dementsprechend auch in ihrer geographischen Verbreitung wesentlich voneinander ab. Nur eine einzige Art, unser *C. autumnale*, hat ihr Wohngebiet außerhalb des warmen Mediterranbeckens und des südosteuropäischen, durch seine Steppenvegetation ausgezeichneten Florenbezirkes bis in die niederschlagsreicheren subatlantischen und baltischen Küstenländer Mitteleuropas ausgedehnt; die übrigen bewohnen vorzugsweise die niederschlagsärmeren ostmediterranen Länder, zumal in der Umgebung der Adria sowie des ägäischen Meeres, und berühren von dort aus das mitteleuropäische Florengebiet nur in einzelnen Ausstrahlungen. Nicht selten zeigen die Arten deutliche Vorliebe für trockenes Klima und steinigen Untergrund oder Sandboden; selbst das in seiner Hauptform vorzugsweise hygrophile *C. autumnale* scheint eine mehr xerophile Unterart *C. pannonicum* Gris. et Sch. im illyrischen und ungarischen Gebiet abgespalten zu haben. Das den Südwestalpen eigentümliche zierliche *C. alpinum* steigt bis in die feuchteren Matten der Hochgebirgsregion (bis 2000 m) auf, während im Gegensatz zu ihm das systematisch sehr nahe stehende, bisher nur in Ungarn, Serbien und Bulgarien beobachtete *C. arenarium* eine Steppenform darstellt, die Sandstellen oder dünn begrasten Boden und Gebiete mit ausgesprochener Trockenperiode besiedelt.

Die außereuropäische weitere Verbreitung der *Colchicum*-Arten vom Kaukasus durch Kleinasien, Persien, Kurdistan, Zentralasien bis zum Himalaya, sowie durch Syrien, das glückliche Arabien und Ägypten bis Tunis und Algier zeigt, daß sie vorwiegend in Bergländern des mediterran-pontischen und orientalischen Florenbezirkes ansässig sind, die an Steppen und Wüstengebiete mit ausgeprägter Trockenperiode grenzen. In solchen Gebieten kann die Abspaltung einerseits von hygrophilen Gebirgsformen, andererseits von xerophilen Steppenformen leicht erfolgen; erstere dehnen ihr Areal westwärts weiter aus und steigen auch in Gebirgen oft bis zur Alpenregion auf, während die Trockenheit liebenden Arten im Westen abnehmen, nach Osten hin aber deutlich zunehmen und Niederungsgebiete sowie dürre Hochsteppenebenen bevorzugen.

Die bisher erwähnten mitteleuropäischen *Colchicum*-Formen gehören sämtlich der Sektion *Eucolchicum* an, bei der die Grundachse auf eine senkrecht gestellte Stammknolle mit eigenartiger Verjüngungs- und Wachstumsart reduziert ist. In dieser Reduktion ist aller Wahrscheinlichkeit nach ein durch Anpassung an xerophile Lebensweise in Dürrgebieten erworbener Charakterzug zu erblicken. Unter diesem Gesichtspunkt erscheint die Tatsache von Wichtigkeit, daß in Griechenland, wo eine überraschend große Zahl (etwa 10) von *Colchicum*-Arten auf engem Raum sich zusammendrängt, auch einige Species der Sektion *Blastodes* auftreten, die eine horizontal im Boden streichende Grundachse, also die phylogenetisch ältere Sproßform besitzen. Auf diese interessanten Verhältnisse hat zuerst Orphanides[2]) aufmerksam gemacht. Er erhielt vom Taygetus im Peloponnes im Herbst gegen 1200 Exemplare des *C. Boissieri* Orph., welches statt der Knolle eine horizontale, etwa wie bei *Anemone* gestaltete Grundachse von 3—4 cm Länge und der Dicke eines Federkieles besitzt. Der Sproß läuft einerseits in einen eigentümlichen zahnartigen Fortsatz aus, der vielleicht dem sonst als Sporn bezeichneten Teil einer normalen *Colchicum*-Knolle entpricht; an dem diesem

---

[1]) Ebenfalls synanth sind nach J. G. Baker (10, S. 425) die Arten C. Steveni Kth., C. Szovitsii F. und M., C. luteum Bak.

[2]) Atti del Congresso Botanico tenuto in Firenze. 1874. S. 27—36.

Fortsatz entgegengesetzten Sproßende befand sich der blühbare, unterwärts Beiwurzeln aussendende Trieb, der in der Regel eine einzige, schön violette Blüte und zwei nachläufige Laubblätter entwickelte. Für die Blühgewohnheit dieser Art ist es bezeichnend, daß eine große Anzahl der gesammelten Exemplare ihre Blätter zugleich mit den Blüten entfaltet hatte; letztere waren dann merklich kleiner und ihre Zahl wechselte von 1 bis 3. Ferner fand der genannte Forscher bei *C. Bivonae* eine Wuchsanomalie, die zu dem eben beschriebenen Verhalten von *C. Boissieri* hinüberleitet. Bei etwas abnormen Exemplaren hatte nämlich der nach dem Blühen austreibende Infloreszenzsproß nicht die gewöhnliche, im Kanal der Knolle senkrecht aufsteigende Wachstumsrichtung eingehalten, sondern war in horizontaler Richtung ein Stück von der Knolle fortgewachsen und hatte dann unterseits an der Aufbiegungsstelle zum oberirdisch hervortretenden Sproßteil einen Kranz frischer Nebenwurzeln erzeugt. Orphanides selbst bezeichnet diese Bildung als einen augenscheinlichen Beweis für die nahe Verwandtschaft der *Colchicum*-Knolle mit einem Rhizom. Ökologisch bedeutsam ist weiter das von ihm für *C. Boissieri* nachgewiesene Variieren im Blühverhalten, insofern als sich diese Art bald „synanth" bald „hysteranth" zeigte; dies steht in offenbarer Analogie zu dem Blühverhalten von *C. montanum* (im weit. S.), bei dem die eine Form frühlingsblütig, die andere herbstblütig geworden ist. Es werden später bei Erörterung der Blühgewohnheiten von *Colchicum* diese Verhältnisse im Zusammenhang mit dem Sproßaufbau und der gesamten Lebensweise zu erläutern sein; deshalb ist es nötig, auch einige in unserem Gebiete nicht mehr einheimische Arten wenigstens kurz zum Vergleich zu berücksichtigen.

6. Colchicum autumnale L. Herbstzeitlose.

Die Herbstzeitlose erreicht die Nordgrenze ihrer geographischen Verbreitung in Europa im mittleren Irland, dem nördlichen England[1], Südschweden[2], Dänemark und Mittelrußland[3] etwa bei 52 ° n. Br. Doch ist ihr Indigenat an manchen Punkten dieser Nordgrenze zweifelhaft, da sie früher, so z. B. im Hortus Eystättensis (95), bisweilen als Zier- oder Heilpflanze gezogen wurde und in Parks verwildert auftritt; dies gilt auch für die vorgeschobenen Posten in Holstein und Westpreußen (4), und ebenso sind die Standorte bei Riga und im Ostbalticum überhaupt nach Kupffer[4]) auf „Synanthropie" zurückzuführen. Im norddeutschen Tieflande wird die Verbreitungsgrenze der Pflanze durch die Orte Gifhorn, Stendal, Tangermünde, Rathenow, Nauen, Berlin, Frankfurt a. O., Koschmin bezeichnet (4); doch beruhen auch diese Vorkommnisse gewiß teilweise auf Verwilderung. Auf feuchten Bergwiesen Mittel- und Süddeutschlands ist die Herbstzeitlose sicher einheimisch, ebenso wächst sie in üppiger Fülle auf den deutschen Kalkalpen, wo sie häufig ihren Standort mit *Orchis latifolius* und *O. incarnatus*, *Gymnadenia conopea*, *Epipactis palustris* und andern wiesenbewohnenden *Orchideen* teilt. Im südbayerischen Hochgebirge steigt sie (177, S. 880) etwa bis 1400 m auf und bewohnt auch die Niederungswiesen des Donautales von Regensburg bis Passau, ist jedoch im Bayerischen Walde selten[5]). In der Schweiz ist sie allgemein als herbstlicher Schmuck der Grasmatten verbreitet und kommt z. B. bei Zermatt[6]) noch in Höhen bis zu 2227 m vor. Sie ist häufig auf den Wald- und Talwiesen der Karpaten (135, S. 108, 128)

---

[1]) Nach H. C. Watson, Topographical Botany. 1883. S. 407.

[2]) Nach C. J. Hartman, Handbok etc. S. 202.

[3]) Nach E. Lehmann, Flora von Polnisch-Livland. 1895. S. 180.

[4]) Vgl. Botan. Jahresber. Bd. 24, 1896. Abt. 2. S. 32.

[5]) Nach K. Prantl, Exkursionsflora für das Königreich Bayern. 1884. S. 743.

[6]) Nach C. Schröter in Jaccard, Catalogue de la Flore Valaisanne. S. 352.

desgleichen in den Gebirgszügen Kroatiens, Illyriens und Mittelbosniens (12, S. 245, 257, 261, 334, 378, 384) von den Tälern bis hoch in die Alpenregion. In Italien ist sie längs der Apenninen südwärts bis zur Basilicata am Golf von Tarent[1]) auf Bergwiesen beobachtet, in Frankreich fehlt sie nur an der Küste des Mittelmeeres[2]). Von der iberischen Halbinsel erwähnt sie Willkomm (198, S. 158) von Wiesen am Fuß des kastilischen Scheidegebirges, Gautier von den Ostpyrenäen[3]), Nyman[4]) vom nördlichen, mittleren und östlichen Spanien. Auch in Algier kommt sie nach Trabut[5]) in der Korkeichenzone zwischen 200 und 800 m bei einer jährlichen Regenmenge von ca. 71 cm[6]) vor. Wenn in diesem Gebiet nach etwa 5 monatiger Trockenperiode die ersten Herbstregen, spätestens im November, eintreten, sprießen auch die Blumen der Herbstzeitlose gleichzeitig mit denen anderer herbstblütigen Knollen- und Zwiebelgewächse, wie *C. Bertolonii*, *Merendera filiformis*, *Scilla autumnalis*, *Leucojum aestivum* u. a., in überraschender Menge aus dem vorher ausgedörrten Boden hervor[7]). Im ungarischen Tieflande, dem liburnischen Karst, der Hügelregion Siebenbürgens, der Hercegovina und einem großen Teil der Balkanhalbinsel wird *C. autumnale* durch die Neben- oder Unterart *C. pannonicum* Gris. et Sch. abgelöst. Diese unterscheidet sich durch kürzere Staubblätter und Griffel, sowie besonders durch die hornförmig verschmälerten spitzen Griffelenden von der Hauptart, die längere Griffel mit verdicktem stumpfen Endteil besitzt. Da beide Arten vielfach verwechselt worden sind, erscheinen die bezüglichen Verbreitungsangaben für das pontisch-pannonische Gebiet nicht immer zuverlässig. Doch erreicht *C. autumnale* durch Südrußland, wo es noch vorkommen soll, den Kaukasus sicher nicht und wird hier durch das großblütige, ebenfalls hygrophile, wiesenbewohnende und im Hochgebirge bis 2170 m aufsteigende *C. speciosum* Stev. vertreten (139, S. 186, 278, 331).

Aus diesen pflanzengeographischen Angaben erhellt, daß charakteristische Züge bei *C. autumnale* besonders in drei Beziehungen hervortreten:

1. in einem gewissen mittleren Wärmeanspruch, der es von höheren Breiten und dem ganzen arktischen Gebiet fernhält, während die stärker verkürzte Vegetationszeit im Hochgebirge kein wesentliches Hindernis bildet;

2. in ausgesprochenem Feuchtigkeitsbedürfnis, das sich in seinem üppigen Wachstum und mehr geselligen Auftreten auf nahrungsreichen Tal- und Bergwiesen mittlerer Höhenlage zu erkennen gibt;

3. im Zurückweichen vor Steppengebieten und Steppenklima, was sich in der südlichen Begrenzung seines Areales gegen das mittelländische und pontisch-pannonische Gebiet zeigt; hier gewinnen andere, stärker xerophile *Colchicum*-Arten offenbar die Vorherrschaft. *C. autumnale* ist unter den mitteleuropäischen Arten der Gattung die einzige, deren Wohngebiet in größerer Ausdehnung dem atlantischen Klima unterworfen ist.

Die Keimung der Herbstzeitlose ist von Th. Irmisch (93, S. 129—133) beschrieben worden (Fig. 147). Die fettreichen, etwa 3 mm großen Samen keimen bereits im Herbste des Fruchtjahres, etwa Mitte September. Sie scheinen ihre Keimkraft, wie auch andere Samen mit gleichem Reservestoffinhalt, nicht lange zu

---

[1]) Nach Arcangeli, Compendio della Flora Italiana. 1882. S. 707.

[2]) Nach Grenier et Godron, Flore de la France.

[3]) G. Gautier, Catalogue rais. de la Flore des Pyrénées orientales. 1897. S. 158.

[4]) C. F. Nyman, Conspectus Florae Europaeae. 1878—82. S. 743.

[5]) Vgl. Botan. Jahresber. Bd. 17, 1889. Abt. 2. S. 54.

[6]) Nach Hann, Handbuch der Klimatologie. S. 411.

[7]) Nach H. Gay in Gardeners Chron. Ser. 3. Vol. 8. 1888. S. 103 f.

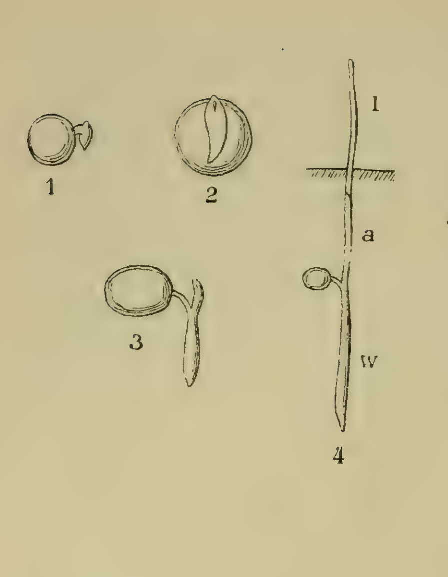


Fig. 147. *Colchicum autumnale,* Keimung und erste Entwicklung.

1 Keimender Same, Mitte September; 2 : 1. 2 Derselbe von der Scheidenseite des Keimblattes gesehen; 3 : 1. 3 Etwas weiter entwickelte Keimpflanze, Mitte September; 3 : 1. 4 Keimpflanze, deren erstes Laubblatt l über den Boden getreten ist, Mitte April; 1 : 1. 5 Längsschnitt durch einen Teil des Keimblattes, die Basis des ersten Laubblattes b, die erste Anlage der Knolle c und durch die Hauptwurzel w; 10 : 1. 6 Keimpflanze gegen Ende Mai; 1 : 1. 7 Die ausgebildete Knolle isoliert, von der Seite der unteren Knospe a gesehen; vergr. 8 Knolle von der Seite der zweiten Knospe b gesehen, daneben das Schuppenblättchen x stärker vergr. 9 Basis einer Pflanze, am Grunde noch von dem Laubblatt b überzogen, n Gefäßbündel des Keimblattes, vergr. 10 Scheidenmündung des Laubblattes, vergr. 11 Ausgewachsene Knolle einer Keimpflanze mit 2 alternierenden Knöspchen a, unter dem ein langes schmales Blatt x stand, und b; 5 : 1. 12 Reife Knolle, von der Hüllhaut umgeben, Hauptwurzel gänzlich zerstört; vergr. 13 Pflänzchen, Ende Dezember aus dem Boden genommen, mit einigen Nebenwurzeln, nach Wegnahme der Hüllhaut; i Stelle wo das Keim- und Laubblatt, sowie die Hauptwurzel abgestorben sind, k oberstes nicht ausgewachsenes Knöspchen, f scharfkantiger Vorsprung der Knolle, v Wurzelscheide, a erstes, b zweites Scheidenblatt; 2 : 1. (Nach Irmisch.)

bewahren, da einige Beobachter sie nicht zum Keimen zu bringen vermochten. Die verlängerte Keimblattbasis hebt die Hauptwurzel und den Kotyledon aus der Samenschale hervor, während die Spitze des Kotyledon im Samen stecken bleibt und das Endosperm aufzehrt (Monokotylen-Typus 2 von Klebs). Keimblatt und Hauptwurzel gehen ohne Grenze ineinander über, eine Wurzelscheide fehlt. Das Keimblatt bleibt unterirdisch; seine Scheidenmündung stellt anfangs einen sehr engen Spalt dar, aus dem dann das erste Laubblatt hervortritt. Doch gelangt das den Winter über im Boden verharrende Keimpflänzchen erst im folgenden Frühjahr (Fig. 147, 4) über die Erdoberfläche, nachdem sich inzwischen die Hauptwurzel auf 5—8 cm verlängert hat. Das Keimblatt verlängert seine Scheide und umgibt als enge weißliche Röhre den Grund des Laubblattes (Fig. 147, 4—6). Dieses zeigt in seinem oberen, assimilierenden und dunkelgrün gefärbten Teil einen ovalen Querschnitt und geht unten in eine sehr lange, enge, weiß gefärbte Blattscheide über, deren dicht über oder unter dem Erdboden befindliche Mündung (Fig. 147, 3, 5) man leicht übersehen kann. Im Grunde der Scheidenröhre liegt die kegelförmige primäre Stammknospe (Fig. 147, 5), die bei Ausgang der Vegetationsperiode durch Verdickung und Aufnahme von Reservestoffen sich schärfer heraushebt und die erste Stammknolle der Pflanze bildet. Von diesem zu einer längeren Ruhe bestimmten jungen Knollenkörper löst sich allmählich sowohl die absterbende Hauptwurzel als auch das Keimblatt durch Verwesung ab; vom Keimblatt bleibt zuletzt nur eine Gefäßbündelfaser übrig, die man beim Herausziehen des Keimpflänzchens in diesem Zustande oft neben der absterbenden Hauptwurzel herabhängend vorfindet und dann leicht mit einer Beiwurzel verwechseln kann. Die dicke und derbe Basis des im oberen grünen Teil absterbenden ersten Laubblattes schrumpft allmählich zu einer trockenen braunen Schutzhülle zusammen, die während der nun folgenden Ruheperiode die lebensfähigen Teile der jungen Stammknolle umschließt. An seinem untersten Grunde bildet das Laubblatt häufig einen einseitigen, scharfkantigen Vorsprung, den „Sporn“, der auch später an der blühenden Pflanze in gleicher Form wiederkehrt.

Die in den Ruhezustand eintretende erste Knolle stellt einen soliden kegelförmigen, außen glänzend weißen Körper von 6 mm Länge vor, der unterwärts in der Achsel eines mit dem ersten Laubblatt abwechselnden Niederblattes eine Verjüngungsknospe (Kraftknospe) trägt. Sie steht in der Regel an der Basis der Knolle, kann aber auch höher hinauf, selbst bis unter die Spitze der Knolle rücken. Das diese Knospe stützende Niederblatt besitzt bald die Form einer schmalen kurzen Schuppe, bald ist es fadenförmig gestreckt und entwickelt eine ca. 2 cm lange grünliche Spreite. An völlig erstarkten Exemplaren tritt dieses Niederblatt nicht mehr auf; es kann auch ausnahmsweise schon an der Keimpflanze fehlen, wobei dann die Kraftknospe in die Mediane des ersten Laubblattes rückt. Außer der Verjüngungsknospe erzeugt die Stammknolle in der Regel noch eine zweite kleinere und höher inserierte Vermehrungsknospe (Reserveknospe), oft dicht unterhalb des Stammgipfels. Eine solche Knospe fehlt, wenn die Kraftknospe selbst bis fast zur Knollenspitze aufgerückt ist. In seltenen Fällen kommt noch eine zweite Vermehrungsknospe, die Kraftknospe eingerechnet also eine dritte Knospe, zur Anlage. Die Vermehrungsknospen sind in eine Vertiefung der Sproßachse eingesenkt und besitzen kein Tragblatt; auch entwickeln sich diese überzähligen Knospen in der Regel nicht weiter.

Die Kraftknospe ist dazu bestimmt, im folgenden Frühjahr zu einem blatttragenden Erneuerungssproß (Ersatzsproß) auszuwachsen. Schon in der vorausgehenden Vegetationsperiode hat sie als erstes Blatt ein niedriges dünnes Scheidenblatt (Fig. 147, 13 bei a) angelegt, das ein zweites, viel längeres (Fig. 147, 13 bei b) und mit seiner Mediane nach der Stammknolle, also nach der Achse zu,

gerichtetes Niederblatt umgibt. Dieses umschließt ein Laubblatt, in dessen Achsel wiederum eine die Stammknolle nächster Generation herstellende Verjüngungsknospe steht. Aus der Basis des jungen Blattsprosses brechen als Ersatz für die abgestorbene Hauptwurzel 3—8 Adventivwurzeln (Fig. 147, 13) hervor, die ursprünglich von einer gemeinsamen, später zerreißenden Wurzelscheide (Koleorrhiza) umgeben werden (bei v). Dieses Entwicklungsstadium fand Irmisch im Dezember während des zweiten Lebensjahres an der erstarkten Keimpflanze vor, ohne Zweifel kann es aber schon früher erreicht werden.

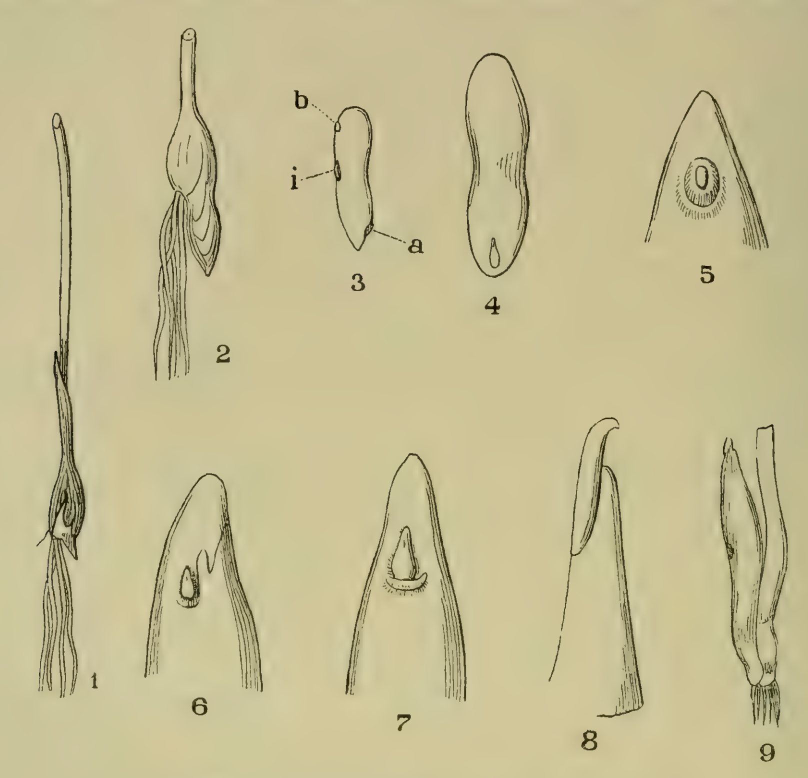


Fig. 148. *Colchicum autumnale.* Erstarkungszustände.
1 Pflanze in der Mitte Juli des zweiten Jahres nach der Aussaat; die erste Knolle ist bereits ganz ausgesaugt, es hat sich eine neue ausgebildet, die alte Hüllhaut ist noch vorhanden; 1 : 1. 2 Die neugebildete (zweite) Knolle; etwas vergr. 3 Dieselbe Knolle isoliert; i Stelle wo sie an der vorigen Knolle festsaß. a unteres, b oberes Knöspchen. 4 Dieselbe Knolle von vorn; vergr. 5—8 Knollenspitzen von 3—5jährigen Pflänzchen im Frühling, Mutterblatt des Knöspchens von verschiedener Ausbildung; vergr. 9 Knolle einer älteren Pflanze, deren auswachsender Trieb durch die Streckung eines Teiles der Knolle tiefer in den Boden gesunken war, Mitte April; 1 : 1. (Nach Irmisch.)

Nach der Überwinterung tritt der neue Blattsproß zweiter Generation über die Erde, und die alte erste Stammknolle entledigt sich allmählich ihrer Reservestoffe, während die neue zweite heranwächst. Dieser Vorgang findet etwa im Juli, also immer noch innerhalb des zweiten Lebensjahres der Pflanze von der Keimung an gerechnet, seinen Abschluß. Die frühere Schutzhülle der ersten Knolle ist dann noch erhalten; die junge Stammknolle (Fig. 148, 1 u. 2) hängt mit der älteren nur durch eine schmale Brücke zusammen und entwickelt,

wie ihre Vorgängerin, eine untere (Fig. 148, 3 bei a) Verjüngungssknospe (Kraftknospe) und eine obere Vermehrungsknospe (bei b).

Die Erstarkungsperiode umfaßt eine Reihe von Jahren, in denen die Pflanze den beschriebenen Entwicklungszyklus fortgesetzt wiederholt; doch werden dabei die Laubblätter mit jedem Jahre länger und breiter, und ihre anfänglich zylindrische Jugendform geht in die eines einseitig eingerollten Flachblattes über, bis sie die normale Größe und Gestalt erreicht haben. In den ersten Jahrgängen pflegt die Vermehrungsknospe noch ohne Tragblatt zu bleiben; später tritt ein solches, zunächst als schmale, von ihrer normalen Stelle weggerückte Schuppe auf, dann erscheint es in Form eines Hakens, der die Knolle mit einem engen Kanal umschließt, oder es entwickelt eine lange Fadenspitze. Stärker gewordene Knollen strecken das unterhalb der Insertion ihres zweiten Laubblattes gelegene Internodium fadenförmig aus und stellen dort einen engen, von der Laubblattmediane überdeckten Kanal her, in dessen Grunde die eingeschlossene Vermehrungsknospe, mit einigen rudimentären Blättchen an der Spitze, liegt. Schließlich kommt noch ein drittes Laubblatt zur Ausbildung, in dessen Scheidenhöhlung ganz kleine Blättchen oder auch schon Spuren knopfförmiger Blütenanlagen sich auffinden lassen. Hieran schließen sich dann die Zustände der völlig erstarkten und blühbaren Pflanze.

Für die ersten Lebensjahre hat Irmisch (93, S. 132) auf einen Umstand hingewiesen, der auch bei der erwachsenen Pflanze eine wichtige Rolle spielt und später noch mehrfach (**160**; 115; 147) untersucht worden ist. Würde nämlich bei der sympodialen Wachstumsweise der Pflanze jeder neue Verjüngungssproß an dem vorausgehenden nur um ein kleines Stück höher inseriert auftreten, so müßten die Folgegenerationen schließlich aus der Erde herauswachsen, wenn nicht der die Verjüngungsknospe tragende Sproßteil immer wieder tiefer in die Erde gelangte. Auch daraus, daß die nach der Keimung sehr oberflächliche Lage der Stammknolle später in eine bedeutend tiefere übergeht, muß auf eine Einrichtung zum Herabsteigen der Verjüngungssprosse geschlossen werden. „Häufig sinkt," sagt Irmisch, „die Knospe, aus der die nächstjährige Generation hervorgeht, dadurch tiefer in den Boden hinab, daß deren Mutterachse abwärts von ihrer organischen Basis — der Stelle (Fig. 148, 3 bei i), wo sie mit dem vorausgehenden Jahrgang zusammenhing — sich nach unten zu verlängert. Die Basis des die Hülle bildenden Laubblattes dehnt sich dann angemessen aus, sodaß sie die Verlängerung der Achse überall gleichmäßig überzieht (Fig. 148, 2)." Dieser abwärts wachsende Sproßteil bildet sowohl im Erstarkungsstadium wie auch an der erwachsenen Pflanze den spornartigen scharfkantigen Vorsprung, der als „Sporn" bezeichnet worden ist.

Der Sproßaufbau und die Gestaltungsverhältnisse der blühbaren Herbstzeitlose sind von zahlreichen Beobachtern, in älterer Zeit z. B. von Jussieu und Vaucher (**187**), später besonders von Irmisch (93), Sachs[1]), Luerssen[2]), Raunkiär (**154**) und zuletzt sehr anschaulich auch von Schumann (172) geschildert worden. Die im Aufblühen begriffene Pflanze entspringt aus einer schief-eiförmigen, am Rücken stark gewölbten, an der Vorderseite aber flachen und hier mit einer tiefen Furche versehenen, nährstoffreichen, etwa 3,5—7 cm langen Knolle (Fig. 149 K u. M), die den Rest des vorjährigen Sprosses darstellt. Ihrer Längsfurche eingefügt liegt der blühbare Seitensproß (bl in Fig. 149 M), aus dessen langer häutiger und oben zerspaltener Scheide die Blüten sich hervorschieben. Knolle und unterer Teil des Seitensprosses werden von einer dunkel-

[1]) J. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 2. Aufl. 1870. S. 512.

[2]) Ch. Luerssen, Handbuch der systematischen Botanik. Bd. 2. 1882. S. 410 bis 413.

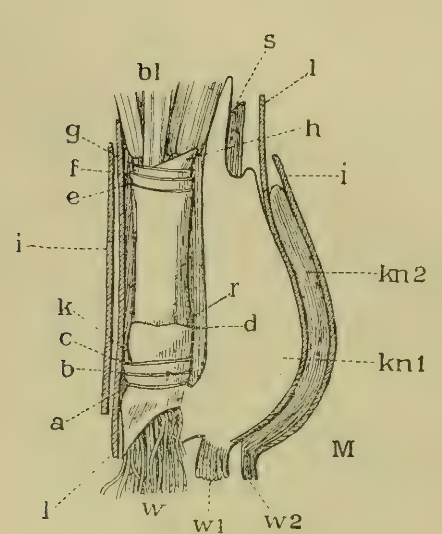


Fig. 149. *Colchicum autumnale.* Sproßbau.

A Von der Knolle abgelöster Sproß im Oktober nach Wegnahme des untersten Scheidenblattes und der beiden darauf folgenden Blätter bei a, b und c; d und e die darüber stehenden Blätter, k Knospe, bl unteres Ende von 2 Blüten; 1 : 1. B angeschwollenes Internodium über dem drittuntersten Blatt mit Knospe k von vorn, Ende Mai; 1 : 1. C dasselbe von der Seite; 1 : 1. D junge Knolle im Längsschnitt, Mitte Juni, nach Entfernung der Hülle; kn1 diesjährige, kn2 vorjährige Knolle, w1 diesjährige, w2 vorjährige Wurzeln, k Knospe, c Scheidenblatt, s Achse; 1 : 1. E Längsschnitt durch die frische Knolle und die Knospe k, Ende August; 1 : 1. F das zweite Laubblatt im Oktober von der Rückseite, G im Querschnitt, H unterer Teil im Längsschnitt; etwas vergr. I die in der Achsel dieses Laubblattes gebildete Reserveknospe auswachsend und Wurzeln w treibend; 1 : 1. K Knolle mit der Reserveknospe r, h die weggenommene Hülle; 1 : 1. L die Reserveknospe etwas vergr. M etwas schematischer Längsschnitt durch die Knolle einer blühenden Pflanze, die Blätter des Blütensprosses abgelöst; a—g die Narben der aufeinander folgenden abgeschnittenen Blätter, h rudimentäres Blatt, i, l Hüllen, kn1 diesjährige, kn2 vorjährige Knolle, k Knospe, r Reserveknospe, s Rest des vorjährigen Sprosses, bl abgeschnittene Blüten, w, w1, w2 Wurzeln der 3 aufeinander folgenden Generationen; 3 : 2. (A—I nach Irmisch, K u. L nach Schumann, M kombiniert nach Irmisch und Raunkiär.)

braunen lederartigen Hülle umgeben, die von der Basis eines früheren Laubblattes herrührt. Unten tritt der bisweilen auffallend stark entwickelte Sporn hervor, aus dem ein Bündel frischer Beiwurzeln entspringt. Auch an der Unterseite der Stammknolle ist ein Büschel älterer, schon abgestorbener Wurzeln sichtbar. An dem kraterförmig vertieften Scheitel der Knolle bemerkt man Reste des vorjährigen oberirdischen Sproßteils. Der blühbare Seitensproß und die Stammknolle hängen nur durch ein halsartig verschmälertes kurzes Verbindungsstück miteinander zusammen. Eine kreisförmig vertiefte Narbe am Grunde oder an der Seite der Knolle läßt die Stelle erkennen, wo sie ihrerseits einst mit der vorausgehenden Sproßgeneration zusammenhing und wo also ihre eigentliche organische Basis zu suchen ist. An einer der Ansatzfläche des blühbaren Sprosses ungefähr gegenüber liegenden Stelle der Knolle sitzt häufig in einer schmalen Furche noch ein zweiter Sproß (r in Fig. 149 K), der Vermehrungs- oder Reservesproß. Er kommt besonders dann zur Entwicklung, wenn die Verjüngungsknospe beschädigt wurde oder verloren ging. Jedoch kann er nach Raunkiär ohne erkennbare Ursache den Verjüngungssproß in der Entwicklung überholen und dann auch eher zur Blüte gelangen als dieser. Wenn sich an älteren Knollen beide Sprosse voll ausbilden, so löst sich der Vermehrungssproß von der absterbenden Knolle ab und beginnt einen selbständigen Entwicklungszyklus.

Am Grunde des jungen blühbaren Sprosses findet man zunächst ein manschettenförmiges, kaum 1 cm hohes Niederblatt, das bald der Verwesung anheimfällt und ein adossiertes Vorblatt darstellt. Auf dieses folgt ein zweites Niederblatt in Form einer langen zylindrischen, unten geschlossenen, weißhäutigen Scheide, die zur Blütezeit von den jungen Blütenknospen durchbrochen wird. Innerhalb der Scheide liegt ein noch bleiches, die Blüten umfassendes Laubblatt. Weiter aufwärts stehen noch mehrere scheidenlose, dicht rosettenartig gedrängte, bleiche Laubblätter und zu oberst einige kürzere reduzierte Blätter, aus deren Achseln, 3—4 kurz gestielte Blüten entspringen. In dem etwas schematisierten Längsschnitt Fig. 149 M, der den blühbaren Seitensproß nach Entfernung seiner Blätter in seiner natürlichen Stellung zur Knolle kn 1 darstellt, sind die ringförmigen Einfügungsstellen der am Sproß aufeinander folgenden Blätter mit den Buchstaben a, b, c usw. bezeichnet, sodaß sich die zwischen ihnen liegenden Stengelinternodien leicht unterscheiden lassen. Am Grunde des Verjüngungssprosses erkennt man die Narben a und b der beiden Niederblätter und das zwischen ihnen liegende gestauchte Stengelglied; auch das folgende Internodium zwischen dem obersten Niederblatt b und dem untersten Laubblatt c bleibt kurz. Oberhalb dieses Laubblattes liegt ein drittes Stengelglied, welches durch einen wulstig hervortretenden oberen Rand (bei d) ausgezeichnet ist und später durch Verdickung und Ansammlung von Reservestoffen zu einer neuen Stammknolle heranwächst; es mag daher als Knollenglied bezeichnet werden. An seinem unteren Rande ist auf der von der alten Knolle abgewendeten Seite des Sprosses die in der Achsel des untersten Laubblattes entstandene Verjüngungsknospe k sichtbar: oberhalb des wulstigen oberen Randes des Knollengliedes befindet sich auf der entgegengesetzten Seite eine zweite weit kleinere Knospe r: die Vermehrungs- oder Reserveknospe, die jedoch nicht von einem Tragblatt gestützt wird; man muß es als abortiert ansehen (172, S. 310). Über dem Knollengliede steht ein gestrecktes Internodium d—e, darüber die Insertionslinie e des zweiten Laubblattes. Dieses verwächst an seiner Basis mit dem zugehörigen Stengelglied bis auf einen engen Kanal, welcher zu der Stelle hinabführt, wo die Vermehrungsknospe r sitzt. Auf das gestreckte Internodium folgen wieder einige gestauchte Glieder, f, g, die zu Laubblättern gehören; h ist ein reduziertes Blatt, welches eine Blüte in seiner Achsel trägt.

Die Weiterentwicklung des Verjüngungssprosses und seines Knollengliedes ist folgende: Nachdem der Sproß im September[1]) geblüht hat, befindet sich sein unterer Teil im Oktober in dem durch Fig. 149 A veranschaulichten Zustande. Das unterste Laubblatt c umschließt mit seiner Scheide alle innern Teile; entfernt man es, so zeigt sich über der gestauchten Sproßbasis das noch unentwickelte Knollenglied mit der Verjüngungsknospe (k), darüber zwei weitere Laubblätter (d und e). Solange die Witterung günstig bleibt, setzt der Sproß noch eine Zeit lang sein basales Wachstum fort, bis Vegetationsruhe eintritt. Im April des folgenden Jahres kommen die heranwachsenden Blätter der Laubrosette über die Erde und beginnen ihre Assimilationstätigkeit; das Achsenglied zwischen dem zweiten und dritten Laubblatt streckt sich stark, und ebenso allmählich auch die in den Achseln der obersten Laublätter stehenden Stiele der langsam heranreifenden Früchte. Im Mai zeigt das Knollenglied bereits den durch die Figuren 149 B u. C erläuterten Zustand, in welchem der unter der Verjüngungsknospe k befindliche Teil sich als Sporn in schief absteigender Richtung hervorwölbt; die Knospe selbst hat sich jedoch nun noch nicht vergrößert. Anfang Juni ist ihre Entwicklung so weit vorgeschritten, daß man auf dem Knospendurchschnitt die Vergrößerung des ersten Scheidenblattes und die Anlage der Adventivwurzeln unterhalb der Koleorrhiza erkennt. Mitte Juni (Fig. 149 D) hat das Knollenglied unter Vergrößerung seines Umfanges die Stammknolle kn 2 des vorhergehenden Jahres fast vollständig verdrängt. Die von der Basis des ersten Laubblattes (c) gebildete Hülle ist deutlich entwickelt und umzieht auch den Sporn nebst der Wurzelscheide der neuen Stammknolle. Dann beginnen im Juli die Laubblätter ihre Assimilationstätigkeit einzustellen, bis schließlich der ganze obere Teil des alten Sprosses mit den Laubblättern und den inzwischen herangereiften Kapselfrüchten bis zu der Vermehrungsknospe in der Achsel des zweiten Laubblattes hin abstirbt. Ende August (Fig. 149 E) ist die alte Knolle des Vorjahres völlig eingeschrumpft; ihre braune Hülle bleibt aber noch längere Zeit erhalten. Der Verjüngungssproß (Fig. 149 M) streckt sich jetzt bedeutend, seine unter der Koleorrhiza angelegten Adventivwurzeln treten hervor und müssen nicht nur die Wurzelscheide, sondern auch die vom Grunde des ersten vorjährigen Laubblattes hergestellte allgemeine Hülle durchbrechen. Ebenso wird jetzt das äußerste Scheidenblatt a des jungen, nun blühbar werdenden Sprosses von dem zweiten, sich stark verlängernden und die jungen Blüten einschließenden Scheidenblatt b durchbrochen. Die kurze Periode von Ende August bis Mitte September (oder Anfang Oktober) genügt, die Blüten am Sproß der zweiten Generation ebenso hervortreten zu lassen, wie es oben für die der ersten Generation geschildert wurde. An der herbstlichen Pflanze sind jetzt (vgl. Fig. 149 M) im ganzen 3 Sproßgenerationen vertreten, die zugleich 3 aufeinander folgenden Vegetationsperioden angehören; die alte Stammknolle kn 2, der blühbare Seitensproß und ein neuer, noch im Knospenzustand befindlicher Verjüngungssproß dritter Generation k.

An der geschilderten Sproßentwicklung ist vor allem die allmähliche Herausbildung und schärfere Individualisierung der Stammknolle bemerkenswert, die sich nur im ersten Lebensjahr aus dem Primärscheitel, in allen folgenden Perioden immer aus dem Basalstück des zwischen erstem und zweitem Laubblatt gelegenen Teiles der Sekundärachse entwickelt. Je weiter die Pflanze erstarkt, desto mehr differenzieren sich die einzelnen Abschnitte des Verjüngungssprosses, bis schließ-

[1]) Die hier angeführten Monatsdaten sind den von Irmisch in Thüringen gewonnenen Beobachtungsergebnissen entlehnt; für andere Gebiete, wie z. B. Spanien oder Algier, ist die zeitliche Entwicklungsfolge naturgemäß mehr oder weniger abweichend.

lich sein Gipfel zur Anlage der Blüten schreitet. Hierzu ist bei der sehr langsam erfolgenden Erstarkung der Pflanze annähernd ein Zeitraum bis zu 20 Jahren erforderlich.

Infolge der schon oben erwähnten abwärts gehenden Wachstumsrichtung an der Sporngegend jugendlicher Knollen steigt die Pflanze allmählich in ein tieferes Niveau hinab. Nach Rimbach (147) wird durch die bei der Keimung stattfindende Abwärtsstreckung des Kotyledon der Keimsproß etwa

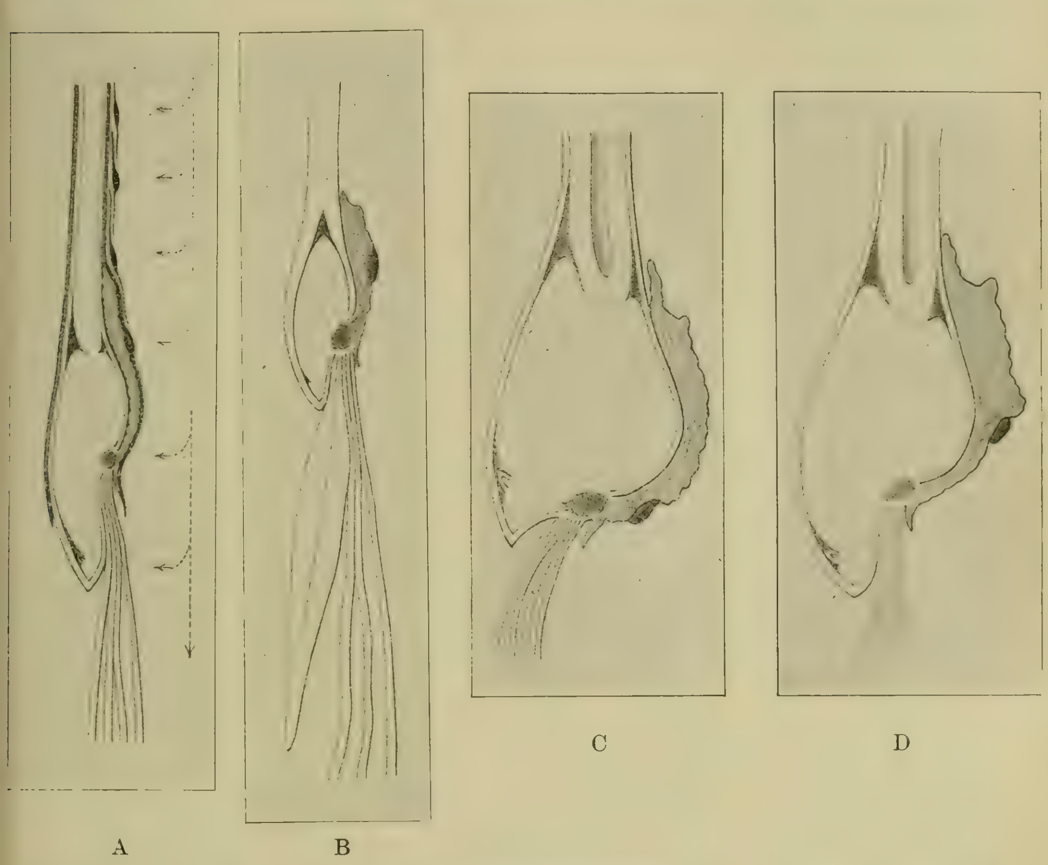


Fig. 150. *Colchicum autumnale.*

Absteigen der Knolle im Erdboden; mediane Längsschnitte. A halbwüchsiges, aus Samen entstandenes Exemplar im Mai; die beistehenden Pfeile deuten auf die jeweilige Lage der Orte, wo sich die Pflanze neu bewurzelt und zeigen den Betrag des jährlichen Fortrückens des Vegetationspunktes an; 1 : 1. B junges kleines aus Samen entstandenes Exemplar im April; vor den alten dünnen Wurzeln hat sich eine dicke Wurzel gebildet; 2 : 1. C erwachsenes Exemplar zu Ende Mai, in normaler Tieflage und in horizontaler Richtung wachsend; 1 : 1. D erwachsenes Exemplar zu Ende Mai, in oberflächlicher Lage und abwärts wachsend; 1 : 1. (Nach Rimbach.)

5 mm in den Boden versenkt; dieser Betrag steigert sich bei halbwüchsigen Exemplaren bis auf etwa 15 mm jährlich und nimmt später wieder ab. Man kann den von der Pflanze innerhalb des Erdbodens zurückgelegten Weg nach den Spuren abschätzen, die das absterbende Gefäßbündelnetz in der Gegend des Wurzelbüschels an der Knolle hinterläßt (Fig. 150 A). Wenn die Vegetationsknospe ungefähr 15 cm unter die Erdoberfläche gelangt ist, hört das schief ab-

wärts gerichtete Wachstum des Spornteiles auf, es wird horizontal und dabei wird die neue Knospe jedesmal etwa 10 mm seitlich von der Stelle der vorausgehenden angelegt. Ein ausgiebiges Vorwärtswandern der Pflanze in wagerechter Richtung kommt dadurch nicht zustande, weil die sich ausdehnende neue Knolle die alte verschrumpfende zusammendrückt und ihren Platz einnimmt; außerdem wird jene von den festen Hüllscheiden früherer Jahrgänge umschlossen und festgehalten. Immerhin ist ein geringes Vorrücken der Knolle zu erkennen; es hat den Vorteil, daß die neu hervortretenden Beiwurzeln jedesmal frischen, an Nährsalzen reicheren Boden vorfinden. Rimbach zeigte, daß wenn man erwachsene *Colchicum*-Pflanzen aus ihrer normalen Tiefenlage, in der ihr Verjüngungssproß horizontal wächst, in eine sehr oberflächliche Lage bringt, sie ihre Knospen häufig schon in der ersten, sicher aber in der zweiten Vegetationsperiode nach der Versetzung abwärts senken (Fig. 150 D). Noch energischer tritt die Abwärtskehrung an den kleinen Exemplaren auf, die in größerer Tiefe aus Vermehrungsknospen hervorgehen und eine kleine Nebenknolle tragen, die zur Zeit ihrer Trennung von der Hauptknolle etwa der eines mehrjährigen Sämlings gleich ist. In der bedeutenden Tiefe, in der sie entstand, ist ihr Wachstum wagrecht, wird sie aber nahe an die Erdoberfläche gebracht, so beginnt ein ausgiebiges, nach der Tiefe gerichtetes Wachstum des Verjüngungssprosses. Dagegen hört bei noch erstarkenden und absteigenden Sämlingen das Abwärtswachsen auf, sobald sie in die Normaltiefe erwachsener Pflanzen versetzt werden. Das Auf- und Abwärtssteigen im Boden soll nach Deveaux[1]) durch Feuchtigkeitsverhältnisse bedingt sein, derart, daß zunehmende Trockenheit ein tieferes Eindringen hervorruft. Nach Kerner (**96**) soll die Knolle immer in eine Tiefe absteigen, bis zu welcher der Winterfrost nicht vordringt.

Vom anatomischen Bau der Knolle ist die reichliche Entwicklung von stärkeführendem Parenchym zu erwähnen, in dem eine große Menge zerstreuter Gefäßbündel eingelagert ist. Nach Flink (61) kommt die Anschwellung der Knolle vorzugsweise durch primäres Dickenwachstum zustande. Die im Parenchym aufgespeicherten Stärkekörner sind der Hauptmasse nach zusammengesetzt und bestehen aus 2—4 Teilkörnern. Der Stärkegehalt beträgt bis zu 21 %.

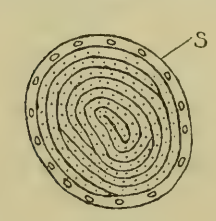


Fig. 151.
Colchicum autumnale. Querschnitt durch einen jungen Laubtrieb zu Anfang März, s geschlossenes Scheidenblatt; 6 : 1. (Orig. K.)

Blattbildung. Die untersten, nur scheidig ausgebildeten beiden Niederblätter des Sprosses fallen vor einander, das erste Laubblatt steht dem oberen Niederblatt diametral gegenüber, dann folgen 3—6 nach $^3/_5$ gestellte Laubblätter, von denen die 1—2 obersten häufig auf eine Schuppe reduziert sind oder auch ganz unterdrückt werden, selbst wenn die ihnen zugehörigen Blüten zur Ausbildung kommen (202, S. 117). Die über die Erde tretenden Laubblätter entwickeln eine länglich-lanzettliche, bis zu 30 cm lange und bis 5 cm breite Spreite nebst einer deutlichen Scheide. Sie sind in der Knospenlage gerollt (Fig. 151) und besitzen im ausgewachsenen Zustand eine einfache Längsfaltung, die eine Ableitung des Regenwassers ermöglicht: es sind „Regenblätter". Die Blattstellungen der beiden Seitensprosse fand Wydler (202) bald gegenläufig, bald gleichläufig, den Vermehrungssproß in der Regel armblütiger als den Verjüngungssproß. Im Blattbau schließt sich *Colchicum* am nächsten an die *Lilioideen* an (168, S. 348). Die normal gebauten kollateralen Blattbündel entbehren der mechanischen Elemente. Die Spaltöffnungen sind auf der Ober- und

[1]) Vgl. Botan. Jahresber. Bd. 18, 1890. Abt. 1, S. 342.

Unterseite ungefähr gleichmäßig verteilt. Unter der Epidermis folgt auf beiden Seiten ein Gürtel von Assimilationsgewebe mit kurzen Palissadenzellen und einer Schicht rundlicher Chlorophyllzellen, schließlich ein chlorophyllarmes, frühzeitig etwas zusammenfallendes Innengewebe (**154**). Am Blattrande und bisweilen an der Unterseite der Blattmitte ist ein schwaches Hypoderm ausgebildet (5, S. 35).

Die Wurzelbildung ist von Rimbach (147) eingehend studiert worden. Nach dem Absterben der alten Pflanze werden im Herbst am Grunde des blühbaren Sprosses bis zu 100 oder 200 neue Wurzeln ausgetrieben; ihre Länge beträgt etwa 30 cm, die Dicke $^1/_2$—1 mm. Sie brechen fast alle gleichzeitig hervor und sind nur bis zum nächsten Jahre tätig; Freidenfelt (68) bezeichnet sie als unverzweigte Saugwurzeln. Außerdem tritt bisweilen eine zweite Art von dickeren Wurzeln auf, die im April und Mai an jungen, oberflächlich stehenden, noch im Absteigen begriffenen Exemplaren vor der Stelle des im vorangegangenen Herbst entstandenen Wurzelbüschels zu finden sind (Fig. 150 B). Ihrem Aussehen nach erinnern sie an die kontraktilen Saftwurzeln einiger andern *Liliaceen*, *Iridaceen* u. a.; doch konnte Rimbach eine Verkürzung an ihnen nicht feststellen und gelangt zu der Auffassung, daß die Tiefenwanderung der *Colchicum*-Knolle ohne Beteiligung der Wurzeln zustande kommt. Die Tiefe, welche von den Wurzelspitzen bei optimaler Lage der Knolle erreicht werden kann, beträgt etwa einen halben Meter. Diese Verhältnisse machen es erklärlich, daß die Herbstzeitlose auf Standorten mit sehr flachgründiger Bodendecke über Felsgestein in ihrer Fortexistenz stärker bedroht ist als auf weichem und tiefgründigem Wiesenhumus, den sie augenscheinlich bevorzugt. Auf die Notwendigkeit reichlicher Bodendüngung für *Colchicum* läßt der auffallend hohe Aschengehalt der Blätter an Kalisalzen (48,7 %) neben 5,61 % Kalksalzen (31, II. S. 790, 795) schließen.

In den Wurzeln verläuft ein tri-bis pentarches Gefäßbündel, welches durch eine dünnwandige Endodermis vom Rindengewebe getrennt wird. Die Innenrinde enthält weite Lufträume und zerfällt in älteren Wurzelteilen gänzlich, sodaß das Gefäßbündel frei im Innern der Außenrinde wie in einem Schlauche liegt. Die Exodermis ist ausgeprägt, besitzt aber, wie auch die Endodermis, keine Wellung der Wände. Wurzelhaare scheinen von der Oberhaut nicht gebildet zu werden (147, S. 300).

Schutzmittel besonderer Art lassen sich bei *Colchicum* nicht sowohl im anatomischen Bau als vielmehr in der eigentümlichen Entwicklungs- und Lebensweise erkennen. Ihr wichtigstes Schutzmittel, durch welches der Sproß der Gefahr zu frühzeitiger Austrocknung und einer Beeinträchtigung der Assimilationstätigkeit entgeht, liegt in der Stauchung der Achse, die den beblätterten Lichtsproß zumal in seinen ersten Lebensjahren auszeichnet. Infolge davon bleiben die zu den verkürzten Internodien gehörigen Blätter während der sommerlichen Trockenperiode unentwickelt, wie das besonders in Steppengebieten der Fall zu sein pflegt. Da aber in den Mittelmeerländern, in denen die Mehrzahl der *Colchicum*-Arten lebt, die Zeit der Sommerdürre von zwei Regenperioden, der ersten im Frühjahr und einer zweiten im Herbst, begrenzt wird, nehmen jene Pflanzen auch zwei Hauptphasen ihres vegetativen Lebens in entsprechend getrennten Zeitabschnitten vor: die Neubewurzelung des jungen Sprosses beim Eintritt der Herbstregen, die Blattentfaltung und den Beginn der Assimilationstätigkeit dagegen in der feuchteren Jahreszeit des nachfolgenden Frühlings. Ist nun in einem Florengebiet die Tätigkeit der Laubblätter durch eine kurze Frühjahrs-Regenzeit zu sehr eingeschränkt, so kann der *Colchicum*-Sproß seine Vegetationstätigkeit dadurch verlängern, daß er die bis dahin zurückgehaltenen Blattanlagen schon im Herbst austreibt und diese feuchtwarme Periode bis zum Eintritt winterlicher Abkühlung zur Bildung und Ablagerung von Reservestoffen

ausnutzt; dieser Fall ist z. B. bei dem mediterranen *C. Bertolonii* verwirklicht. Lebt dagegen eine *Colchicum*-Art, wie unser einheimisches *C. autumnale*, in gleichmäßiger niederschlagsreichen Mittelgebirgen oder unter den Bedingungen eines mehr ozeanischen Klimas auf Niederungswiesen, so wird ihre Vegetationstätigkeit nur durch den Eintritt der Winterkälte unterbrochen und es liegt für die Pflanze keine Veranlassung vor, die Zeit ihrer Blattentfaltung vom Frühjahr auf den Herbst zu verlegen. Nur an Hochgebirgsstandorten, wo durch stark verzögerten Beginn des Frühlings der Anfang der Assimilationstätigkeit sich verspätet, könnte dieser Entfaltungstermin eine Gefahr bedeuten; der tatsächliche Erfolg zeigt aber, daß auch noch an Standorten über 2000 m die Vegetationsdauer für die Herbstzeitlose genügt, um ihren Lebenszyklus normal zu vollenden. Versuche von F. Krasan[1]) zeigten, daß auf künstliche Unterbrechung der Assimilationstätigkeit der Blätter der Herbstzeitlose im Sommer ein sehr schwaches Blühen im Herbst folgt; hierdurch wird die von vorn herein wahrscheinliche Annahme bestätigt, daß in der Länge der Vegetationszeit der wesentlich regulierende Faktor für die Wachstumsvorgänge liegt. Da also die Vegetationsorgane nur während der Feuchtigkeitsperiode tätig sind, erübrigen sich Schutzmittel gegen die Gefahr übermäßig gesteigerter Transpiration, wie man sie sonst bei einer für das Leben in Steppengebieten eingerichteten Gattung erwarten würde. Xerophile Schutzmittel lassen sich nur in der von oben nach unten fortschreitenden Ausgestaltung des Sprosses erkennen, der zunächst am Gipfel blüht, dann in seiner mittleren Partie eine assimilierende Laubrosette entfaltet und zuletzt am Grunde das geophile System in Form einer Speicherknolle ausbildet, obgleich die entwicklungsgeschichtliche Aufeinanderfolge dieser Abschnitte gerade umgekehrt ist. Hierdurch nimmt die Herbstzeitlose unter den geophilen Pflanzen eine eigenartige Stellung ein und vermittelt einen Übergang von den herbstblütigen Knollen- und Zwiebelpflanzen zu den frühlingsblütigen, mit denen sie im Zeitpunkt der Blattentfaltung übereinstimmt.

Auch die Schutzmittel zur Sicherung der Sprosse im Knospenzustand sind beachtenswert. Die Verjüngungsknospe erhält einen Schutz durch ihre Lage an einem basalen, von mehrfachen Scheidenhüllen umschlossenen Teile der Knolle; ihr Eindringen in den Boden wird dem abwärts wachsenden Sproß durch die scharfe Kante am Fuß des Knollenspornes erleichtert, der einer Pflugschar ähnlich wirkt. Einen noch ausgiebigeren Schutz genießt die Reserveknospe im Grunde des sie umgebenden Hohlkanales, der eine ähnliche Einrichtung zeigt, wie sie bei *Gagea*-Arten vorkommt. An der Basis des zweiten Laubblattes (Fig. 149 F—H) findet man dessen röhrige Scheide wenigstens zum Teil mit der Achse verwachsen; da wo der Rückennerv dieses Blattes an den wulstigen Oberrand des Knollengliedes stößt, liegt eine leichte Anschwellung und unterhalb des Mittelnerven ein spaltenförmiger Kanal, der bis zur Vermehrungsknospe hinabführt. Später stirbt die alte fruchttragende Achse von oben her gerade bis zu dieser Knospe ab, sodaß sie sich dann bei ausreichender Feuchtigkeit bewurzeln und zu einer selbständigen Pflanze entwickeln kann. Da die Verjüngungs- und die Vermehrungsknospe unter sich einen Divergenzwinkel von 140—150° haben, fallen auch die Richtungen der aus ihnen hervorgehenden beiden Sprosse stark auseinander; die von der Mutterknolle sich ablösenden Vermehrungssprosse befördern deshalb das Fortwandern nach Richtungen, welche die normalen Verjüngungssprosse infolge ihres unveränderlichen einseitigen Ansatzes an der jedesmaligen Mutterachse niemals einzuschlagen vermöchten.

Ein allen Teilen der Herbstzeitlose zukommendes Schutzmittel bildet ihre

---

[1]) F. Krasan, Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der Pflanzen. II. *Colchicum autumnale.* Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien. März 1873.

durch Anwesenheit von Colchicin im Gewebe bedingte Giftigkeit, die auch das Weidevieh von Berührung der Pflanze abzuhalten pflegt (**95**, II, S. 415); genossen ruft dieses Alkaloid bei Tieren und Menschen Magen- und Darmentzündung, bei stärkeren Dosen den Tod durch allmähliche Lähmung des Atemzentrums hervor (**80**, S. 374). Der sehr bitter schmeckende Stoff entspricht der Formel $C_{15}H_9(OCH_3)_3(COOCH_3)(NHCOCH_3)$, findet sich in den Blättern nur spurenweise, dagegen in den Samen zu 0,6—0,7 (— 0,98 %), und in den Knollen 0,4—0,5 %[1]). Ihrer giftigen Eigenschaften wegen bezeichnet Hansgirg[2]) die Blätter als „chemozoophob". Nach einer älteren, aber nicht wieder bestätigten Angabe[3]) soll sich die toxische Wirkung der Pflanze auch darin zeigen, daß beim Abpflücken der Blüten die menschliche Hand eine bleiche Färbung annimmt, bei wiederholtem Abpflücken sogar Fingersteifheit eintreten kann.

Die Anlage des Blütenstandes am Stammscheitel des jungen Lichtsprosses erfolgt im Mai oder Anfang Juni; in der Regel werden 3—4 spiralig gestellte Blüten angelegt, von denen eine in der Mitte steht (Mittelblüte) und in ihren äußeren Perigonblättern die Stellung der Tragblätter fortsetzt. Nach Schumann (169, S. 33—37, 160; 171, S. 312) entstehen an dem uhrglasförmigen Vegetationskegel zuerst die drei rundlichen Anlagen der Seitenblüten und aus dem verbleibenden innern Rest wird die Mittelblüte gebildet. Die Entwicklung der Seitenblüten erfolgt in der Weise, daß der äußere Perigonzyklus zuerst mit zwei hinteren Blättern normal zum Tragblatt erscheint, dann ein vorderes Blatt folgt; die nächsten Zyklen entstehen in ihren Gliedern meist simultan in regelmäßiger Folge. Es macht sich eine deutliche Wachstumsförderung in der dorsalen Blütenhälfte bemerkbar, deren Ursache Schumann aus dem vom Tragblatt ausgeübten Druck herleitet. Da das äußere Perigon der Mittelblüte früher ausgegliedert wird als das der oberen Seitenblüten, so folgert der genannte Forscher daraus, daß die Mittelblüte den unmittelbar unter ihnen stehenden Seitenblüten um einen Zyklus in der Entwicklung voraus ist und daher auch früher aufblühen muss als diese. Wenn die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse hier richtig gedeutet sind, so scheint also die dem ganzen Sproß eigentümliche, von oben nach unten erfolgende Entfaltung seiner einzelnen Regionen sich auch bis auf die einzelnen Blüten der Infloreszenz zu erstrecken. Schumann bezeichnet den Blütenstand als Dolde oder auch mit dem unbestimmten Ausdruck Blütenaggregat. Die Stiele der Einzelblüten sind kurz und durch gegenseitige Berührung dreikantig.

Mit dem Hervortreten des Blütenstandes aus der Knolle ist ein energisches Wachstum der die Blütenknospen anfangs noch völlig umschließenden weißen Niederblattscheide verbunden, der dabei die Aufgabe zufällt, als eine Bohrspitze den Weg durch die widerstehenden Erdschichten zu lockern. Gleichzeitig findet eine starke Streckung der Perigonröhre statt, die Blüten durchbrechen die Scheide und treten, unten von ihr umgeben, über den Boden. Die am meisten geförderte Blüte entfaltet sich nun zuerst, während die tieferen, noch unerschlossenen das Hervorschieben fortsetzen. Der unterste Blütenteil wird von der stielartig dünnen, weiß gefärbten, bis 20 cm langen Perigonröhre gebildet, welche den dreifurchigen, in drei lange Griffel auslaufenden Fruchtknoten umgibt. Die Röhre erweitert sich oben zu einem ungefähr trichterförmigen, aufrecht stehenden Perigonsaum, der aus drei äußeren und drei inneren, stumpfen,

---

[1]) Nach L. Schulze; vgl. Botan. Jahresber. Bd. 29, 1901. Abt. 2, S. 98.

[2]) A. Hansgirg, Zur Biologie der Laubblätter. Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss Math.-Nat. Kl. 1900; ferner **66**, S. 422.

[3]) J. Pierre, Sur une action particulière exercée à distance par le Colchique d'automne au moment de la floraison. Comptes rendus, T. 79. 1874. S. 633.



Fig. 152. *Colchicum autumnale.* Längsschnitt durch eine blühende Pflanze, etwas verkleinert. (Orig. K.)

hellviolett oder rosa, selten weiß[1]) gefärbten Abschnitten von 3—5 cm Länge besteht. Sie werden von schwach geschlängelten Längsnerven durchzogen und sind in der Größe auffallend verschieden. Besonders zeigt sich dies an jungen, eben sich entfaltenden Blüten, bei denen der äußere unpaare Abschnitt deutlich länger und breiter ist als die übrigen; der ihm gegenüberstehende Abschnitt des inneren Kreises ist dagegen der kürzeste (**169**, I. S. 100). Diese Zygomorphie der Blütenhülle gleicht sich im ausgewachsenen Zustande, in dem sich ihre anfängliche Größe fast verdoppelt hat, allerdings wieder mehr aus. Die 6 Staubblätter sind dem Grunde der Perigonabschnitte eingefügt, die inneren deutlich höher als die äußeren; die 9—24 mm langen Filamente fügen sich dem Rücken der vor dem Aufblühen extrorsen[2]) Antheren ein. Die Verstäubungsfolge der Staubbeutel fand Wydler (202, S. 117) zyklenweise zentrifugal, längs der Blütenmediane absteigend. Der gelbe Pollen besteht aus eiförmigen Zellen mit gekörnter Außenhaut, die jedoch an zwei Polstellen glatt erscheint (**139**; 126); hier, und nicht in der ebenfalls vorhandenen Längsfalte, liegen die dünnsten Stellen der Exine und die Austrittsstellen für den Pollenschlauch (**45**, S. 32). Warnstorf (**208**) beschreibt die Pollenkörner als ölig haftend, warzig und bis 43 μ lang. Gegen Wasser sind sie (**111**) widerstandsfähig und treiben darin nach einigen Stunden (81) wohl entwickelte Schläuche. Der dreifächerige, 10—15 mm hohe Fruchtknoten trägt im Innenwinkel jedes Faches zwei in die Fächer vorspringende Plazenten, die je zwei Reihen halb anatroper Samenanlagen hervorsprossen lassen. Die Spitze des Fruchtknotens verlängert sich in drei durchaus getrennte schlanke Griffel von 15—18 cm Länge, welche die ganze Perigonröhre durchziehen und oberwärts in je eine 2 mm lange, auswärts gekrümmte, stumpfe Narbe übergehen. Die Narbe trägt an ihrer inneren Seite eine Rinne, deren Innenränder mit stumpf-pfriemenförmigen, 136—144 μ langen Narbenpapillen besetzt sind; unter der Narbe schließen die Ränder dieser Rinne so zusammen, daß in jedem Griffel ein enger, bis zum Fruchtknotenfach reichender Kanal entsteht, der inwendig mit dem leitenden Gewebe ausgekleidet ist; im Frucht-

---

[1]) Auffallend häufig traf ich weiß blühende Exemplare in der Umgebung des Tegernsees an (K.).

[2]) Schumann bezeichet (172) die Anfangsstellung der Antheren als intrors, die nach dem Umkippen extrors wird.

knoten überzieht dieses die ganze Oberfläche der Plazenten (181, S. 22 f.) — Blütenanomalien, wie dimere, pentamere u. a. Zyklen, Verwachsungen, Ausbildung petaloider Staubblätter, Vergrünungen, kommen bei *Colchicum* nicht selten vor und sind vielfach beschrieben worden[1]).

Die Hauptblütezeit der Herbstzeitlose fällt an ihren deutschen Standorten in den Monat September, doch treten vereinzelte Blüten meist schon Ende August und Nachzügler auch noch im Oktober auf. Für Wien gibt K. Fritsch (49) den 19. August als mittleren Blühtermin aus 120 Einzelbeobachtungen an. Im Mittelmeergebiet scheint sich die Hauptblütezeit noch mehr gegen den Herbst hin zu verschieben: sie fällt in Italien[2]) auf den September und Oktober, und in Algier blüht *C. autumnale*, wie eingangs erwähnt, bisweilen erst bei Eintritt der Herbstregen im November und setzt wahrscheinlich das Blühen bis in den Dezember fort. Auch in Deutschland sind Fälle eines bis zum Dezember verspäteten Blühens beobachtet worden, so von Ule[3]) bei Coburg, von Weidenmüller[4]) bei Marburg usw. H. Hoffmann[5]) hat auf Grund einer Reihe von Erfahrungen die Ansicht ausgesprochen, daß die Blühphase in kühleren Spätsommern früher eintrete als in warmen, und hohe Temparaturen überhaupt nicht geeignet seien, das Austreiben des Blütenstandes zu beschleunigen; damit würde auch die Verspätung im Mittelmeergebiet im Einklang stehen. An die verspäteten Blühtermine schließen sich fast lückenlos die schon vom Februar an zu beobachtenden Frühlingsblüten (*C. vernum* Rchb.) an, deren Auftreten nicht nur für die Phänologie, sondern auch für die Kenntnis der Lebenszustände der Pflanze überhaupt von Interesse ist. Ein bis zum Frühjahr verzögertes Blühen wird zwar nicht regelmäßig, aber doch in den meisten Wohngebieten der Herbstzeitlose bemerkt; es liegen darüber Angaben vor von Gießen, Jena, der Mark Brandenburg, Schlesien, Böhmen, Baden, Württemberg, der Schweiz, dem Wiener Wald, Nordungarn und den Niederlanden. Besonders häufig sind solche Nachrichten aus England, wo, wie auch anderwärts, die Blüten vielfach klein, die Perigonzipfel schmäler, die Antheren oft pollenlos waren[6]). Auch Vergrünungen sind an diesen Frühlingsblüten häufig beobachtet worden. Aus den vorliegenden Erfahrungen wird man mit A. Plitzka[7]) den Schluß ziehen können, daß, wenn infolge eines ungewöhnlich kalten Märzes die Blütezeit bis in den April oder Mai verschoben wird, die dann auftretenden Blüten schon von weit entwickelten Blättern umgeben sind und starke Neigung zum Vergrünen zeigen; kommen dagegen die Nachblüten schon im Februar oder März zum Vorschein, so entwickeln sie sich stets vor den Blättern. Im übrigen sprechen die verschiedenen Beobachtungen nur für eine Abänderung des normalen Blühverhaltens infolge klimatischer und lokaler Einflüsse, also für eine Variation, nicht für das spontane Auftreten eines sofort vererbbaren neuen Rassenmerkmales; so ging auch ein

---

[1]) Vgl. O. Penzig, Pflanzen-Teratologie. Bd. 2. 1894. S. 427 f. — G. Stenzel, 71. Jahresb. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1894. S. 6. — Gagnepain nach Botan. Jahresber. Bd. 29. 1901. Abt. 2. S. 564. — K. Schilbersky nach Botan. Jahresber. Bd. 31. 1903. Abt. 1. S. 443.

[2]) Arcangeli, Compendio della Flora Italiana, a. a. O.

[3]) Verhandl. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 1878. S. 134.

[4]) Vgl. Botan. Jahresber. Bd. 10, 1882. Abt. 2. S. 270.

[5]) Vgl. J. Ziegler, Über thermische Vegetationsconstanten. Ber. d. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt a. M. 1879.

[6]) Spring-flowering form of *Colchicum autumnale*. Journ. of Botany. 1880. S. 145 und 185.

[7]) Österr. Botan. Zeitschr. Bd. 48. 1898. S. 117—119.

von A. Dichtl[1]) in Niederösterreich aufgefundenes *C. autumnale* b) *vernum* bei Weiterkultur wieder in die Normalform zurück.

Das junge, in lebhaftem Wachstum begriffene Perigon der Herbstzeitlose besitzt eine besonders hohe Empfindlichkeit gegen die Einwirkung von Licht und Temperatur und führt infolge dessen periodische Schließbewegungen aus, wie sie an den Blüten von *Crocus*, *Tulipa* u. a. in ähnlicher Weise zu beobachten sind, und die im Dienste der Bestäubungseinrichtungen und des Pollenschutzes gegen Frost und übermäßige Befeuchtung stehen. Schon bei geringer Herabsetzung der Temperatur schließen sich die Blüten, während Temperatursteigerung das Öffnen hervorruft. Nachdem Pfeffer[2]) bewiesen hatte, daß an derartigen Blüten, z. B. denen von *Crocus*, die Öffnungsbewegung bei Erhöhung der Temperatur durch verstärkte Zellstreckung an der Innenseite der Perigonblätter, die Schließung dagegen durch entsprechendes Wachstum an der Außenseite zustande kommt, wollte A. Burgerstein (23) bei *Tulipa* und *Crocus* den Vorgang auf Turgoränderungen in den Zellen zurückführen. Wiesner[3]) erblickt in der Öffnungsbewegung eine vorwiegend heliotropische Erscheinung. Er fand auch, daß sich die Perigonröhre von *Colchicum* den einseitig einfallenden Lichtstrahlen gegenüber positiv einstellt. Hansgirg (62, S. 64) beobachtete, daß sich die Blüten sowohl der herbstblütigen als der frühlingsblütigen Arten von *Colchicum* nur an warmen und sonnigen Tagen vollständig öffnen, an kühlen und regnerischen aber, wenn das spezifische Temperaturminimum nicht erreicht wird, auch bei genügend intensiver Beleuchtung meist geschlossen bleiben. Daß diese periodischen Bewegungen des Perigons eine Wachstumserscheinung sind, geht auch daraus hervor, daß nach Aufhören der Streckung der Gewebe auch der Blühvorgang sein Ende erreicht und die zuletzt fast beckenförmig geöffnete Blüte sich dann nicht mehr oder nur ganz unvollständig schließt. Zugleich nimmt gegen Ende des Blühens der Turgor der Perigonröhre mehr und mehr ab, sodaß diese schließlich umkippt und die welkende Blüte sich zum Boden neigt.

Das für den Blühvorgang von *Colchicum* charakteristische und während eines großen Teiles der Anthese andauernde Längenwachstum der Organe hat A. von Kerner (Manuskr.) schon i. J. 1873 zum Gegenstand einer eingehenden Studie gemacht, über die sich auch im „Pflanzenleben" (96, II, S. 335) eine kurze Andeutung findet, und die von Loew (108) bearbeitet worden ist. Kerner bestimmte an einer großen Zahl im Aufblühen begriffener Blüten in drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien die absolute Länge und den Höhenabstand der Blütenorgane; aus seinen Einzelmessungen hat Loew die hier in den Tabellen I und II zusammengestellten Werte berechnet.

In den Tabellen bedeutet: A Längste Perigonzipfel, B Kürzeste Perigonzipfel, C Längste Filamente, D Kürzeste Filamente; a den Abstand zwischen Narbe und Anthere, b zwischen Perigon und Narbe, c zwischen Perigon und Anthere, d zwischen Griffel und Basis der Filamente.

---

[1]) Deutsche Botan. Monatsschrift. Bd. 1. 1883. S. 97.

[2]) Physiologische Untersuchungen, 1873.

[3]) Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. 1878 und 1880. — Bei den Blüten von *Colchicum* tritt übrigens eine merkbare Öffnungsbewegung selbst bei vollständiger Dunkelheit infolge einer Temperaturerhöhung von 10—15° schon in 10 Minuten ein, sodaß hier eine Beteiligung des Lichtes ausgeschlossen ist. Auch sind die Perigonblätter der verschiedenen *Colchicum*-Arten in ungleichem Grade wärmeempfindlich, die von *C. speciosum* z. B. nach Hansgirg weniger als die von *C. autumnale* und *C. Bivonae*.

Tabelle I.

Mittlere Längen der Blütenorgane von *Colchicum* in drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien.

	A	B	C	D
Stadium I.	39,4 mm	31,4 mm	15,9 mm	9,9 mm
„ II.	47,0 „	39,0 „	18,9 „	12,7 „
„ III.	52.2 „	44,9 „	20,9 „	14,5 „
Differenz III—I:	12,8 mm	13,5 mm	5,0 mm	4,6 mm

Tabelle II.

Mittlere Höhendifferenzen der Blütenorgane von *Colchicum* in drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien.

	a	b	c	d
Stadium I.	5,7 mm	14,7 mm	19,6 mm	25,0 mm
„ II.	3,4 „	21.0 „	24,1 „	25,8 „
„ III.	2,5 „	24,2 „	26,4 „	28,6 „
Differenz III—I:	— 3.2 mm	9,5 mm	6,8 mm	3,6 mm

Aus diesen Tabellen ergibt sich, daß während das ungleiche Längenwachstum der Blütenorgane, Perigonzipfel, Filamente und Griffel, fortgesetzt zunimmt, sich der Höhenabstand zwischen Narben und Antheren eben so kontinuierlich verringert, oder mit anderen Worten: während im Anfangsstadium des Blühens die Narben deutlich über die Antheren hinausragen (langgriffeliger Zustand), werden die Blüten im Laufe der Anthese mittelgriffelig und zuletzt kurzgriffelig.

Eine ganz analoge Änderung im Abstande der Narben und Antheren während des Blühens wurde von Loew auch für *C. byzantinum* und *C. Bornmülleri* festgestellt, sodaß bezüglich des Tatsächlichen der von Kerner als Heterostylie gedeuteten Erscheinung jeder Zweifel ausgeschlossen ist. Die hier im Verlauf des Blühens hervortretende Änderung in der gegenseitigen Stellung der Narben und Antheren, die den Anschein von trimorpher Heterostylie hervorruft, steht in enger Beziehung zu den Bestäubungsvorgängen in den Blüten.

Die Bestäubungseinrichtung der Herbstzeitlose ist schon oft geschildert worden (**174**, S. 206—208; **187**, IV., S. 382 f.; **156**, S. 263; **142**, S. 62; **32**, II, 2, S. 245; **169**, I., S. 99—104; **133**, S. 307 f.; **102**, II., S. 512—514; **208**, S. 58 f.; **154**, S. 147; 172, S. 309—313); im folgenden sind besonders die Beobachtungen von H. Müller (**142**) und A Schulz (**169**) berücksichtigt, deren Angaben wir nach eigenen Wahrnehmungen bestätigen können. Nach dem erstmaligen Aufbrechen der Blütenknospe findet man an der Mehrzahl der Blüten die drei bereits deutlich papillösen und empfängnisfähigen Narben hakenförmig nach außen gekrümmt in wechselnden Abständen (bis 1 cm) oberhalb der noch geschlossenen Antheren, die sich in diesem Zustand nach außen wenden. Am äußeren Grunde jedes Filamentes liegt ein etwas angeschwollener orangefarbiger Gewebekörper, der Sitz der Nektarabsonderung. Der Nektar wird in eine sich hier anschließende kurze Rinne am Grunde jedes Perigonzipfels ausgeschieden, die von Wollhaaren als Saftdecke begrenzt wird. Öffnet sich die schwach wohlriechende Blüte in diesem weiblichen langgriffeligen Anfangsstadium an den natürlichen Standorten der Pflanze bei gutem Wetter, so lockt sie auch zahlreiche Insekten an. So beobachtete H. Müller bei Driburg vorzugsweise Hummeln (*Bombus hortorum*) als Besucher, die beim Hineinkriechen in die Blumen sowohl Narben als Antheren mit ihren vorderen Körperteilen streiften und den aus Blüten mit bereits ge-

öffneten Antheren ihnen anhaftenden Pollen reichlich auf den Narben jungfräulicher Blüten absetzten. Schulz, Loew und auch Kirchner bemerkten noch die Honigbienen als eifrige Besucher; Loew sah diese (bei Oberstdorf) häufig auf Perigonblättern anfliegen und an den Staubblättern vorbei in den Blütengrund kriechen, um den Nektar zu saugen; bisweilen suchen sie jedoch den Pollen an den Staubbeuteln zuerst auf, wobei sie zwischen die Griffel eindringen und deren Narben berühren. Andere Besucher sind Schwebfliegen (*Syrphus ribesii*, *Eristalis tenax* u. a.), welche Pollen fressen, sowie einige saugende Falter. Im folgenden Blütenstadium findet man in der Regel die Antheren geöffnet, während die Narben etwas tiefer hinabgerückt sind, sodaß sie nicht selten sogar mit den Spitzen der höher hinauf reichenden Antheren in gleicher Höhe stehen (mittelgriffeliger Zustand). Im dritten Stadium beginnen die Staubbeutel aus ihrer extrorsen Stellung allmählich in eine wagerechte oder introrse Lage überzugehen. Der etwas ölige Pollen fällt teils in den Blütengrund, teils bleibt er beim Schließen des Perigons an dessen Zipfeln haften und kann nun durch spontane Autogamie auf die Narbe übertragen werden, wenn Fremdbestäubung bis dahin noch nicht eingetreten sein sollte. Am dritten Blühtage sind in der Regel die Narben noch etwas tiefer herabgerückt und können jetzt beim Schließen der Blume unmittelbar von den Antheren mit Pollen versorgt werden, soweit die Narben überhaupt noch befruchtungsfähig sind. An solchen im Abblühen begriffenen Blüten nehmen die Staubblätter und Griffel auffallend unregelmäßige Stellungen ein; die Griffel sind oft weit voneinander getrennt, ihre Narben deutlich im Absterben begriffen und gebräunt. Da bei andauerndem Regen die Blüten vielfach mit Pollen reichlich belegte Narben zeigen, muß die Autogamie häufig einen Ersatz für die ausgebildete Fremdbestäubung leisten.

Der Befruchtungsvorgang von *Colchicum* bietet eine Abweichung von dem sonst bei den Blütenpflanzen herrschenden normalen Verhalten dar. Während Hofmeister[1]) angegeben hat, daß die Befruchtung der Eizelle im Herbst, ihre Weiterentwicklung zum Embryo aber erst im nächsten Frühjahr erfolgt, konnte Furlani (70) eine wirkliche Befruchtung niemals feststellen, vielmehr sah er in zahlreichen Fällen den Eiapparat in Auflösung begriffen, seine Kerne mehr oder weniger degeneriert. Es wächst dann eine vegetative Zelle des Nuzellus aus und liefert den Embryo. Danach liegt hier ein Fall von Adventivembryonie vor, wie er bei *Funkia ovata, Nothoscorodon fragrans, Citrus aurantium* u. a. vorkommt; ob außerdem auch normale Befruchtung stattfindet, läßt Furlani unentschieden. Die von ihm zur Untersuchung benützten, teils aus Tirol, teils aus Istrien stammenden Pflanzen wurden zur Blütezeit ausgegraben und in Töpfen bei einer Temperatur von 14—17 ^{0} C gehalten; die Entwicklung der Adventivembryonen trat unter diesen Umständen im Dezember, etwa drei Monate nach der Blütezeit, ein; in den Alpen sind Mitte Mai entwickelte Embryonen zu finden. Wodurch die von Lidforss (**111**, S. 14) beobachtete, häufig vorkommende schlechte Ausbildung des Pollens veranlaßt wird, und ob damit etwa die Adventivembryonie im Zusammenhang steht, ist bisher nicht untersucht.

Im Winter wird die junge Fruchtanlage der Herbstzeitlose, wie schon Sprengel hervorhebt, durch die Bergung in der Knolle zwischen den jungen Laubblättern vor Frost geschützt. Erst mit dem Austreiben der Blattrosette im Frühjahr gelangt die junge Frucht durch Streckung des über dem Knollengliede belegenen Stengelinternodiums über die Erde, während dabei die Scheide des ersten Laubblattes ebenfalls in die Länge wächst. Im April sind die jungen Samen noch nicht bedeutend über die Größe der ursprünglichen Samenanlagen

[1]) W. Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monoktoyledonen. 1861. S. 697. Taf. XVII.

hinaus gewachsen. Die Frucht entwickelt sich zu einer anfangs grünen, zuletzt braunen, lederartigen aufgeblasenen dreifächerigen Kapsel, die ihre Reife bei uns im Juni erreicht; meist gelangen nur ein oder zwei Fruchtfächer zur Ausbildung. Die Kapsel wird bis 6 cm lang, hat eine länglich-eiförmige Gestalt und wird im geschlossenen Zustand von drei vertrockneten Griffelresten gekrönt. Nach völliger Austrocknung öffnet sie sich an ihrem Scheitel scheidewandspaltig mit drei zugespitzten querrunzeligen Klappen infolge von Spannungen, die dazu führen, daß die Trennungsflächen der Scheidewände konvex zu werden streben[1]). Die in den Innenwinkeln der Fächer zweireihig angehefteten zahlreichen Samen sind etwa 2,5—3 mm lang, kugelig oder durch gegenseitigen Druck etwas kantig, dunkelbraun, an der Oberfläche fein und dicht körnig; sie besitzen im frischen Zustand zwischen der Mikropyle und der Chalazagegend eine fleischige, heller gefärbte und später eintrocknende Wucherung (Caruncula), deren dünnwandige Parenchymzellen mit reichlichen kugeligen oder polyedrischen Stärkekörnern erfüllt sind (**67**, S. 1117). Nach kurzer Zeit werden die Samen durch Ausschwitzung von Zucker schmierig[2]).

Was ihren anatomischen Bau (**67**; 127) anlangt, so besteht die dünne Samenschale aus etwa 6 Lagen tangential gestreckter Zellen, deren innerste Schicht fest mit dem Endosperm zusammenhängt; dieses setzt sich aus dickwandigen, mit weiten Tüpfeln versehenen Zellen zusammen, die nur große Öltropfen und Aleuronkörner führen, während die Zellen der Caruncula auch Stärkekörner enthalten. Die Plasmakörper benachbarter Endospermzellen stehen durch Plasmodesmen miteinander in Verbindung. Marloth (**135**) hebt für den Bau der Samenschale das Fehlen von Schutzelementen in der Testa hervor. Das Alkaloid findet sich vorwiegend in der Samenschale.

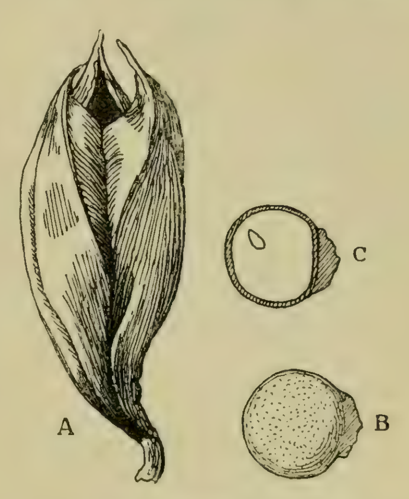


Fig. 153. *Colchicum autumnale.* A aufgesprungene Kapsel, 1 : 1. B u. C Samen von außen und im Durchschnitt; 5 : 1. (Orig. H. Astheimer.)

Die Ausstreuung der Samen erfolgt meist im Juli dadurch, daß die abwelkenden Früchte mit den beblätterten Stengeln sich auf die Erde legen, und die Samen aus der aufgesprungenen Kapsel herausfallen. Kirchner (**98**, S. 67) bemerkt, daß die blasig aufgeschwollene Kapsel vom Winde hin und her geschleudert und auch abgerissen werden könne und hierdurch das Herausfallen der Samen erleichtert wird. Für die weitere Aussäung soll nach Kerner besonders die Klebrigkeit der Samen von Bedeutung sein; er gibt an, daß infolge dieser Eigenschaft die Samen den Füßen von Weidetieren anhaften und so verschleppt werden (**95**, II. S. 804). Auch Worsdell[3]) macht eine ähnliche Angabe. Da fleischige ölreiche Samenschwielen bei myrmekochoren Pflanzen ver-

[1]) C. Steinbrinck, Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Inaug.-Diss. Bonn, 1873.

[2]) Ch. Luerssen, Handbuch der systematischen Botanik. II. 1882. S. 412.

[3]) W. C. Worsdell, How Plants scatter their Seeds. Gard. Chron. T. 34. 1903. S. 54.

breitet sind, verdient auch die Frage, ob die Samen der Herbstzeitlose etwa durch Ameisen verschleppt werden, eine nähere Prüfung[1]).

7. Colchicum Kochii Parl. 8. C. alpinum Lam. u. DC.

Diese beiden Arten gehören ebenso wie *C. autumnale* der Gruppe der *Hysteranthia*, innerhalb derselben aber zwei verschiedenen Abteilungen an. Die eine Abteilung, welche *C. alpinum* und *C. arenarium* W. u. K. umfaßt, besitzt fast grade Griffel, die in eine kleine, fast kopfige Narbe enden, bei der andern sind die Griffelenden mehr oder weniger verdickt, hakig gekrümmt und mit einer verlängerten herablaufenden Narbe versehen. *C. alpinum* ist eine Alpenbewohnerin von südlichem Typus, die das Gebiet der Schweizer Flora berührt; sie dringt dort östlich nur bis zum Wallis vor und strahlt auch ins Tessintal aus (**19**). Bei Zermatt steigt sie bis 2000 m hoch; am Clô da Miau in den Cottischen Alpen fand sie sich bei 1480 m in Gesellschaft von *C. autumnale*[2]). In Savoyen wird sie von den Wiesen bei Brévières, Tignes, Laval u. a. O. angegeben[3]). Eine weitere Verbreitung hat sie in Norditalien, auf den Apenninen wurde sie z. B. auf Wiesen am Monte Consuma in Toscana von Borzì beobachtet[4]). Da sie in naher systematischer Verwandtschaft zu dem in Mittel- und Süditalien verbreiteten *C. parvulum* Ten. steht, ist sie wohl als alpine Abart des letzteren zu betrachten.

Über die Blüteneinrichtung dieser zierlichen Art, die sich von *C. autumnale* besonders durch die ungefähr gleich hoch eingefügten Staubblätter unterscheidet, hat Kirchner einige Beobachtungen an kultivierten Exemplaren (im Hohenheimer botanischen Garten, Oktober 1892) gemacht. Blütenfarbe, Protogynie und Nektarabsonderung sind ganz wie bei *C. autumnale*, auch die leichte Zygomorphie des Perigons ist vorhanden, nur die Dimensionen der Perigonzipfel sind bedeutend geringer. Beim Beginn des Blühens ragen die drei fleischroten Griffel mit ihren dunkler roten, nach außen gebogenen Narben über die noch geschlossenen Antheren um einige Millimeter hervor; die drei äußeren Staubblätter sind um so viel kürzer als die inneren, daß ihre 5 mm langen Antheren mit ihrer Spitze ungefähr in der Höhe der Basis der inneren Antheren stehen, die früher aufspringen als die äußeren. Als Besucher wurden kleine *Apiden* bemerkt.

Unter den *Colchicum*-Arten mit hakenförmig gekrümmten Griffeln aus der Gruppe der *Hysteranthia* kann man nach ihrer Verbreitung die ostmediterranen und die westmediterranen unterscheiden. Zu ersteren, die ihre Hauptverbreitung östlich vom adriatischen Meer haben und von da auch nach Italien ausstrahlen, gehört neben *C. Bivonae* Guss. mit scheckig gewürfeltem Perigon und *C. neapolitanum* Ten. mit stark wellenförmigen Längsnerven in den Perigonabschnitten auch *C. Kochii* Parl. mit geraden oder undeutlich zickzackförmig verlaufenden Längsnerven der Perigonabschnitte. Es bewohnt Griechenland, Dalmatien und das Kroatische Küstenland, und berührt unser Gebiet nur im

[1]) Durch Abschneiden und Entfernung der fruchttragenden Triebe der Herbstzeitlose, solange die Kapseln noch unreif sind, ließe sich die für das Vieh als Beimengung im Heu gefährliche Pflanze auf Wiesen am sichersten in Schranken halten. Vgl. Deininger, Die Bekämpfung der Herbstzeitlose. Wochenbl. d. landw. Ver. in Bayern, 1900. S. 715.

[2]) G. Pons, Un caso di metamorfosi petalizzante nel *Colchicum alpinum*. Bull. Soc. Bot. Ital. 1898. S. 7 f.

[3]) Botan. Jahresber. Bd. 12, 1884. Abt. 2. S. 326.

[4]) Botan. Jahresber. Bd. 16, 1888. Abt. 2. S. 419.

südlichen Istrien (4, S. 28). Über sein besonderes ökologisches Verhalten ist nichts näheres bekannt.

Die westmediterranen Arten sind in unserem Gebiet nicht mehr vertreten, und dasselbe gilt von den europäischen Arten der Gruppe *Synanthia*, aus der *C. montanum* L. z. T. die Berggegenden Spaniens, der Balkanhalbinsel, Südrußlands, Nordafrikas und Vorderasiens bewohnt und bis in das südwestliche Ungarn eindringt; die andere Art, *C. Bertolonii* Stev., ist über Italien, die Balkanhalbinsel, Kreta und Nordafrika verbeitet und erstreckt sich bis Kroatien und Dalmatien.

5. Gattung. **Bulbocodium L. Lichtblume.**

(Bearbeitet von P. Graebner und O. Kirchner.)

9. Bulbocodium vernum L. Frühlings-Lichtblume.

Die Gattung *Bulbocodium*, die nur eine Art enthält, steht der Gattung *Colchicum* systematisch sehr nahe; während aber die Perigonblätter von *Colchicum* stets am Grunde zu einer verlängerten Röhre verbunden sind, bleiben sie bei *Bulbocodium* getrennt und setzen sich mit einem langen Nagel bis zu dem an der Knolle sitzenden Fruchtknoten fort; ferner besitzt *Bulbocodium* nur einen an der Spitze dreispaltigen Griffel, während bei *Colchicum* die drei Griffel bis zum Grunde getrennt sind.

B. vernum wächst auf kurzgrasigen Wiesen an Bergabhängen, auf Hügeln und dergl., gern auch in losem oder mit Erde reichlich gemischtem Gerölle und auf Felsbändern, besonders in locker buschigen oder südlich geneigten Flächen. Im Gebiet kommt es in den südwestlichen Alpen vor: in der Schweiz findet es sich nur im Wallis, ist dann verbreiteter in den anschließenden Seealpen, der Provence, Dauphiné, Savoyen und Piemont; das weitere Wohngebiet der Art erstreckt sich im Westen noch über die Pyrenäen. Im Osten ist die Pflanze neuerdings an einem ganz isolierten Standort am felsigen Südabhang der Görlitzen bei Annenheim am Ossiacher See in Kärnten bei ca. 790 m ü. M. entdeckt worden[1]), außerdem kommt eine besondere Rasse (var. *versicolor* Ker-Gawl.) in den südlichen Karpaten vor, die auch mit dem Typus noch in Serbien, der Moldau, Südrußland und Transkaukasien wächst.

In der Keimung ist *Bulbocodium* vielen anderen *Liliaceen* sehr ähnlich. Das aus dem Samen hervorbrechende Würzelchen biegt sich sofort abwärts und dringt in den Boden ein; der Kotyledon bleibt im Samen stecken, nur sein unterer Teil wird frei und streckt sich etwas; unmittelbar über dem oberen Ende der Wurzel befindet sich die Scheidenspalte des Kotyledon, aus der sehr bald das erste Laubblatt hervortritt. In dessen Achsel entsteht nach den Beobachtungen von E. Loew (Manuskr.) auch sogleich die Anlage für die junge Knolle, die sich je nach dem Standorte mehr oder weniger stärkt, oder auch sehr klein bleiben kann. War der Same etwas in die Erde eingebettet, so streckt sich der untere Teil des Kotyledon stärker, sodaß er womöglich schleifenförmig über den Boden hervorkommt, während Same und Würzelchen im Erdboden stecken bleiben.

Die Erstarkungssprosse des oder der nächsten Jahre sind denen von *Colchicum* außerordentlich ähnlich. In den von Loew beobachteten Fällen entstand seitlich an dem oberen Ende der Knolle der junge Laubsproß, an dessen Grunde die neuen Wurzeln, bei jungen schwachen Pflanzen in geringer Zahl, bei kräftigeren und älteren kranzförmig angeordnet, gebildet wurden. Der morphologische Aufbau dieser Erstarkungssprosse ist bereits dem der blühfähigen Pflanze ähnlich, nur daß eine Streckung der Stengelglieder nicht stattfindet; über den unteren grundständigen Laubblättern stellt die Achse vielmehr ihre Tätigkeit ein, eine Knospe ist in der Mitte nicht mehr wahrzunehmen, sondern an ihrer Stelle geht die Knolle in eine schiefe und meist unregelmäßige stumpfe Spitze aus.

[1]) R. Scharfetter in Österr. Bot. Zeitschr. 1911, Nr. 4.

Die erwachsene Pflanze besitzt eine mäßig große, meist kaum 3 cm dicke Knolle, die mit braunen bis schwarzbraunen, schwach glänzenden Häuten bedeckt ist (Fig. 154, 1 und 2); an der Seite, an welcher die vorjährige Knolle saß und sich die Narben der vorjährigen Wurzeln befinden, erscheint sie mehr oder weniger deutlich gefurcht. Der neue Sproß beginnt mit einem versteckten, nur etwa 4—6 mm langen, halbumfassenden, hyalinen, sehr zarten und fast Ligula-artigen Blatte, welches bald mehr bald weniger deutlich entwickelt ist. Ihm

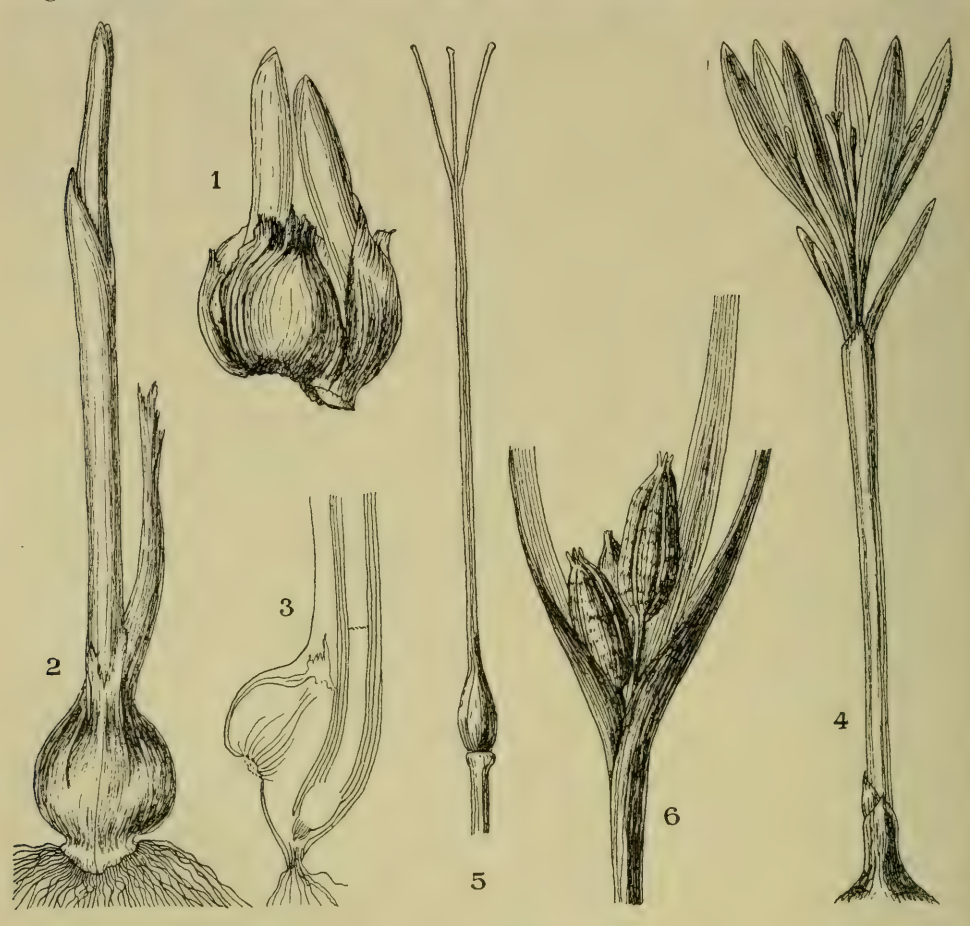


Fig. 154. *Bulbocodium vernum.*
1 Austreibende Knolle. 2 Knolle mit Lichtsproß. 3 Längsschnitt durch eine Knolle zur Blütezeit. 4 Blühender Sproß. 5 Pistill. 6 Von Blättern umgebene Kapseln. 1 : 1. (1—3 Orig. Graebner, 4—6 nach Reichenbach.)

folgt ein zartes langröhriges Niederblatt, welches ebenso wie das erste Blatt nach hinten steht und eine ganz geschlossene Scheide besitzt (nach Loew, Manuskr.). Diesem gegenüber steht, wie die folgenden etwa in $^2/_5$-Stellung, das erste Laubblatt; es ist noch völlig grundständig und bleibt es auch, in seiner Achsel trägt es die Knospe für das nächste Jahr, aus der sich die nächstjährige Knolle entwickelt. In der Achsel des nun folgenden Blattes ist oft ebenfalls eine Knospe zu finden, die aber, wenn die Hauptknospe normal heranwächst, gewöhnlich im Ruhezustande verbleibt. Nun folgen 2—3 Laubblätter tragende

Stengelglieder, die sich nach der Blütezeit strecken und die Früchte über den Erdboden heben. In der Achsel des obersten Laubblattes, selten auch in der des zweitobersten, entwickelt sich eine seitliche Blüte, die an ihrem Grunde kein Vorblatt erkennen läßt. Nicht selten entstehen an der Knolle 2 Sprosse, von denen natürlich jeder seine Knolle erzeugt; der zweite entspringt dann gegenüber dem grundständigen Hauptsproß an der alten Knolle in der Höhe, in der das zweite Laubblatt saß. Indessen ist diese Form der vegetativen Vermehrung nicht sehr ausgiebig.

Die Blätter erscheinen gleichzeitig mit den Blüten, bleiben aber bis zum Schluß der Blütezeit kürzer als diese; meist sind sie linealisch-lanzettlich, seltener linealisch, bis über 20 cm lang und bis über 1,5 cm breit, an der Spitze stumpf und kappenförmig zusammengezogen. Ihre Haltung ist je nach dem Standort sehr verschieden: bald stehen sie starr aufrecht, bald sind sie übergebogen oder gar fast flach auf dem Boden liegend ausgebreitet. Unterseits sind sie dunkler grün; im anatomischen Bau stimmen sie (168, S. 348) in allen wesentlichen Punkten mit denen von *Colchicum* überein. Spaltöffnungen tragen sie auf beiden Seiten; in den Gefäßbündeln ist der Bastteil normal entwickelt und enthält keine mechanischen Elemente, die Tracheïden zeigen spiralige Wandverdickungen. Die Zeit des Absterbens der Blätter scheint nach den Standorten und Witterungsverhältnissen sehr verschieden zu sein; meist welken sie im Mai ab, doch sah ich sie (im Garten) auch noch im Juni frisch grün. — (G.)

Im zeitigen Frühjahr, bei uns in den Gärten zu Anfang des März, an den südlichen natürlichen Standorten bereits im Februar, erscheinen die ansehnlichen Blüten. Neben der gipfelständigen Hauptblüte wird oft noch eine zweite, selten eine dritte seitliche in den obersten Blattachseln entwickelt. Die Blüte (Fig. 155) besitzt ein aus zwei dreigliedrigen Kreisen bestehendes Perigon, dessen Blätter im ganzen oberen Teil lebhaft rosenrot oder hellviolett gefärbt sind, während sie unterwärts, wo sie von den zur Blütezeit noch kurzen Laubblättern umgeben und wie von einem Kelche zusammengehalten werden, eine weiße Farbe zeigen. Die Perigonblätter sind etwa 10 cm lang, wovon ca. 7 cm auf den unteren, stielartig verschmälerten Teil kommen, der sich während der Anthese noch

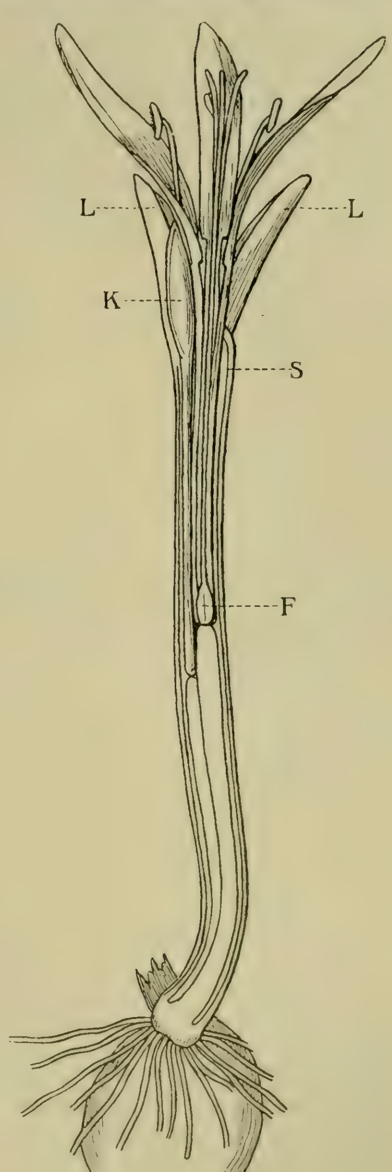


Fig. 155. *Bulbocodium vernum.* Blühender Sproß im Längsschnitt mit einer geöffneten Blüte und einer Blütenknospe K; F Fruchtknoten, S Scheidenblatt, L Laubblätter. 1:1. (Orig. K.)

um ca. 10 mm streckt; oben verbreitern sie sich plötzlich in einen lanzettlichen Zipfel, der 30—40 mm lang und in der Mitte 7—8 mm breit ist. Diese an ihrer Basis eckigen oder zahnartig vorgezogenen Zipfel sind unterwärts auf ihrer Innenseite mit einer Längsfurche versehen, welche an der Einfügungsstelle eines Staubblattes beginnt und als Nektarhalter fungiert; an ihrer Basis legen sich die Zähnchen der Blütenblätter so fest in die Furchen der Nachbarblätter, daß sie zusammen eine Röhre bilden. Dicht über der Basis der Perigonblattplatten sind die 6 starren Filamente eingefügt und verlaufen in einem so geringen Abstande von der Furche des Perigonblattes, daß sie sich wie ein Deckel darüber legen und mit ihr eine nach oben sich erweiternde Röhre bilden. Die weißen Filamente sind 8—15 mm

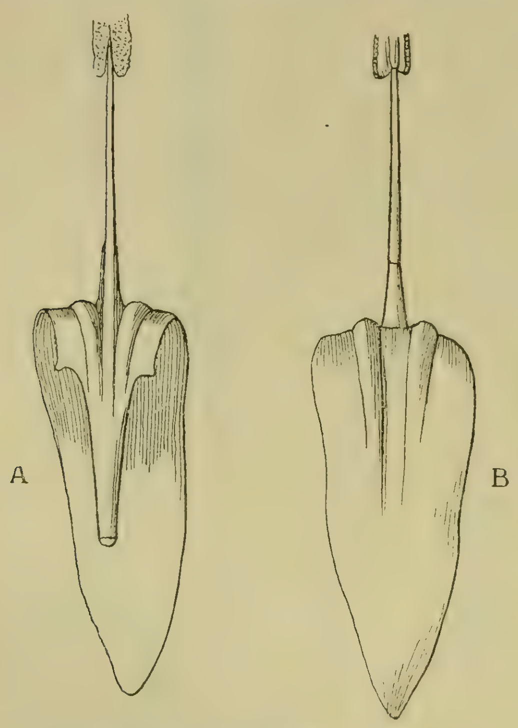


Fig. 156. *Bulbocodium vernum.* Staubfaden mit nach außen zurückgeschlagenem Perigonblatt, A von der Innenseite, B von der Außenseite; am verdickten Filamentgrunde das Nektarium. 2 : 1. (Nach einer Skizze in Kerner, Manuskr.)

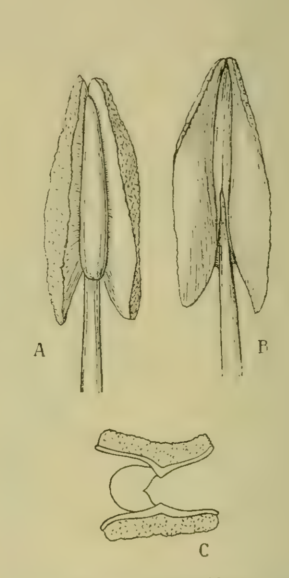


Fig. 157. *Bulbocodium vernum.* Geöffnete Anthere, A von der Außenseite, B von der Innenseite, C im Querschnitt. 6 : 1. (Nach Skizzen in Kerner, Manuskr.)

lang, tragen auf ihrer pfriemlich verschmälerten, mit der Mitte des Konnektivs auf dessen introrser Seite verbundenen Spitze eine aufrecht stehende, goldgelbe Anthere, und sind an ihrer Basis auf einer Strecke von 3 mm Länge gelb gefärbt, verbreitert und auf der nach außen gewendeten Seite verdickt. Diese Verdickung ist ein Nektarium (Fig. 156) und scheidet den Nektar in die vom Filament überdeckte Perigonblattfurche ab, von deren oberer Mündung aus er Insekten zugänglich ist. Die Länge der Antheren ist (4, S. 17) schwankend, sodaß ihre Form elliptisch bis linealisch sein kann; bei der mir vorliegenden Form waren sie 5—5,5 mm lang und 2 mm breit. Sie besitzen (Fig. 157) ein ca. 4 mm langes

Konnektiv, welches von seiner Mitte sich nach unten und noch mehr nach oben verdünnt, an der Außenseite der Anthere konvex hervortritt und an der Innenseite durch zwei Längsleisten eine Rinne bildet, in der das Filamentende verläuft, welches mit seiner Spitze etwas oberhalb der Mitte des Konnektivs befestigt ist. Die beiden Antherenhälften sind in ihrem oberen, etwa 4 mm langen Teil den beiden Längsleisten des Konnektives so angewachsen, daß die Verwachsungslinie etwas außerhalb der Mittellinie jeder Antherenhälfte fällt. Diese öffnen sich mit einem die Scheidewand ihrer beiden Fächer zerstörenden Längsspalt, um den goldgelben Pollen zu entlassen. Die gelben Pollenkörner haben die Form eines rechtwinkligen Kugelkeiles mit abgerundeten Kanten; ihre mit gelben Öltröpfchen besetzte Exine zeigt eine netzigrunzelige Verdickung, aber keine Falten. Im Blütengrunde sitzt ein dreifächeriger, 7—10 mm langer Fruchtknoten mit einem von seiner Spitze ausgehenden weißen fadenförmigen Griffel, der sich an seinem oberen, ungefähr in der Höhe der Antheren stehenden Ende in 3 dünne Schenkel spaltet; deren Länge ist (nach 4) ebenfalls recht veränderlich. — (K.; Kerner, Manuskr.)

In der Bestäubungseinrichtung ist eine bald mehr, bald weniger stark ausgeprägte Protogynie zu bemerken. Beim ersten Aufgehen der Blüte breiten sich die Spitzen der Perigonblätter nur auf eine Entfernung von 15—20 mm auseinander, an den Enden der auseinander gespreizten Griffelschenkel sind empfängnisfähige Narbenpapillen entwickelt, die in zwei Reihen dicht untereinander stehenden Antheren sind noch geschlossen und umgeben eng das obere Griffelende unterhalb seiner Schenkel. Die Blumen hauchen jetzt einen starken Honigduft aus; besuchende Insekten, denen der Zugang zum Nektar zwischen Filamenten und Perigonblättern frei steht, werden leicht die Narben berühren und können in diesem Blütenstadium nur Xenogamie vollziehen. Später legen sich die Platten der Perigonblätter weiter auseinander, die Antheren öffnen sich und bedecken sich ringsum mit Pollen, der auf ihren nach außen gedrehten Innenwänden haften bleibt; währenddem haben sich die Staubblätter mehr nach außen gespreizt und die Perigonblätter sich unterhalb der Einfügung der Filamente so verlängert, daß die Antheren etwas weiter in die Höhe gehoben werden. In dem Zustande völliger Öffnung der Blüte werden die Narben, die jetzt noch frisch sind, von Nektar suchenden Insekten kaum mehr berührt, sondern diese beladen sich, indem sie zwischen Antheren und Perigonblättern zum Nektar vordringen, mit Pollen. Auch spontane Autogamie ist in den Blüten dadurch verhindert, daß die Antheren von den Narben überragt werden. In der Nacht und bei ungünstiger Witterung schließt sich zwar die Blüte (**95**), und die oberen Antherenenden können dabei wohl mit den Narben in Berührung kommen, allein sie geben keinen Pollen ab, weil ihre Fächer sich wieder vollkommen schließen. Dies geschieht durch Zusammenziehen der ein Schwellgewebe bildenden 3—4 inneren Zellschichten der Antherenwandung bei Eintritt niederer Temperatur und bei Einwirkung von Feuchtigkeit; umgekehrt dehnen sich diese Schichten bei Temperaturerhöhung und Trockenheit so aus, daß die Innenflächen der Antherenwände sich vollständig nach außen umrollen. Bei drohendem Regen schließen sich Antheren und Blüten, bei plötzlichen Regengüssen können aber die Sexualorgane mit Wasser benetzt werden. Nach Lidforss (**112**, S. 271) scheinen die meisten Pollenkörner steril zu sein, die fertilen sind aber gegen Nässe widerstandsfähig. Im Hohenheimer botan. Garten sah ich Hummeln, Honigbienen und *Vanessa urticae* als Besucher der Blüten, doch dürfte bei der frühen Blütezeit der Pflanze der Insektenbesuch oft genug spärlich sein und deshalb die Befruchtung, da Selbstbestäubung kaum stattfindet, häufig ausbleiben. Kerner ist geneigt, in diesem Umstand einen Grund für die Seltenheit von *Bulbocodium* im Vergleich zu dem häufigen Vor-

kommen von *Colchicum autumnale*, welches sich mit Erfolg selbst befruchtet, zu sehen. — (K.; Kerner, Manuskr.).

Die Frucht wird von den sich nachträglich streckenden Stengelgliedern über den Erdboden gehoben; einzeln oder bis zu drei ragen die Kapseln auf kurzen Stielen nur wenig aus den Blättern heraus (Fig. 156, 6). Ihre Gestalt ist länglich eiförmig bis fast lanzettlich, meist sind sie nach dem Grunde mehr oder weniger stielartig verschmälert. Die Samen finden sich meist zahlreich in den dreifächerigen Kapseln, die nur an der Spitze aufspringen; ihre Klappen spreizen sich oben auseinander, sodaß die kleinen, fast kugeligen, dunklen Samen durch den Wind herausgeschüttelt und verbreitet werden können. — (G.)

2. Unterfamilie. Asphodeloideae.

6. Gattung. Asphodelus L. Affodill (Goldwurz).

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

Die mitteleuropäischen *Asphodelus*-Arten gehören vorzugsweise dem Mediterrangebiet an, und nur eine Art, *A. albus*, berührt unser Florengebiet. Sie gehört nebst *A. ramosus* L. zu einer Gruppe der Gattung, die ansehnliche Stauden mit ausdauernder Grundachse und auffallend verdickten Speicherwurzeln enthält, während sich in einer zweiten Gruppe hapaxanthe Kräuter von einjähriger (*A. tenuifolius* Cav.) oder mehrjähriger (*A. fistulosus* L.) Lebensdauer finden. Von allen besitzt der kleinblütige und kleinfrüchtige *A. tenuifolius*, der bei uns bisweilen mit Getreide eingeschleppt wird, die größte geographische Verbreitung, die sich von den Kanaren und Madeira über das ganze südliche Mittelmeergebiet und den Orient bis nach Indien erstreckt. Den größten Teil des Mittelmeergebietes bewohnen *A. ramosus* L. mit den Unterarten *A. microcarpus* Salzm. et Viv. und *A. cerasifer* Gay, und *A. fistulosus* L., die ostwärts bis nach Kleinasien verbreitet sind.

10. Asphodelus albus Mill. Weißer Affodill.

Die kräftigen, über 1 m hohen Blütenschäfte, die aus einer Rosette langer rinnenförmiger bodenständiger Laubblätter entspringen und zwischen dicht gedrängten, fast schwarz gefärbten Hochblättern große weiße Sternblumen hervortreten lassen, verleihen dieser Art wie auch ihren nächsten Gattungsverwandten ein sehr auffallendes Gepräge. Der Anblick ausgedehnter Bestände, wie ihn die Mittelmeerküsten — so unweit Gibraltar bei Tarifa (196), auf Mallorca (Fig. 158), bei Pästum in Unteritalien (96) — darbieten, wo diese Arten zu Tausenden von Individuen im Frühjahr gleichzeitig ihre Blüten entfalten und sie nach kurzer Zeit wieder verschwinden lassen, macht uns die Schilderung Homer's[1]) von den *Asphodelus*-Wiesen der Unterwelt verständlich. Nach griechischer Vorstellung scheinen auch die zuckerreichen, aber widerlich schmeckenden Fleischwurzeln als Totenspeise betrachtet worden zu sein.

A. albus bleibt mit seinen Lokalrassen *A. Villarsii* Verl. und *A. sphaerocarpus* Gren. et Godr. auf die iberische Halbinsel, das westliche und südliche Frankreich, Italien, das südliche Alpengebiet (Dauphiné, Savoyen, Wallis, Tessin, Südtirol, Lombardisch-venetianische Alpen, Südsteiermark) und einen Teil von Südosteuropa (Krain, Kroatien, Dalmatien, das südwestliche Ungarn, Bosnien, Hercegovina, Montenegro) beschränkt: hier erreicht er auch seine ausgesprochene NO.-Grenze. In größerer Ausdehnung tritt *A. albus* besonders in den illyrischen Ländern auf, wo er von der Küste aus bis weit ins Innere, und zwar sowohl

[1]) Odyssee XI, 538.

auf der dalmatinischen Felsheide und der illyrischen Karstheide als in den süddalmatinischen Macchien wächst (12, S. 77, 161, 251, 426). Hier erscheint er fast regelmäßig in Gesellschaft zahlreicher Knollen- und Zwiebelpflanzen, deren Organisation dem Überdauern einer längeren regenlosen Periode besonders angepaßt ist; auch zwischen dürrem Ginstergesträuch oberhalb des illyrischen Buchenwaldgürtels bei 1200—1300 m vermag er sich zu behaupten (12, S. 374). In ungezählten Mengen wird unsere Art ferner auf den Wiesen der Hercegovina vom Hügelland bis in die Alpenregion angetroffen, hier vergesellschaftet mit echten Bergwiesenbewohnern, wie *Veratrum album*, *Colchicum autumnale*, *Anthericus ramosus*, *Lilium bulbiferum* und *L. martagon* (12, S. 579). Die Pflanze dringt aber auch in lichtärmere oder selbst schattige Bestände ein, wie in die

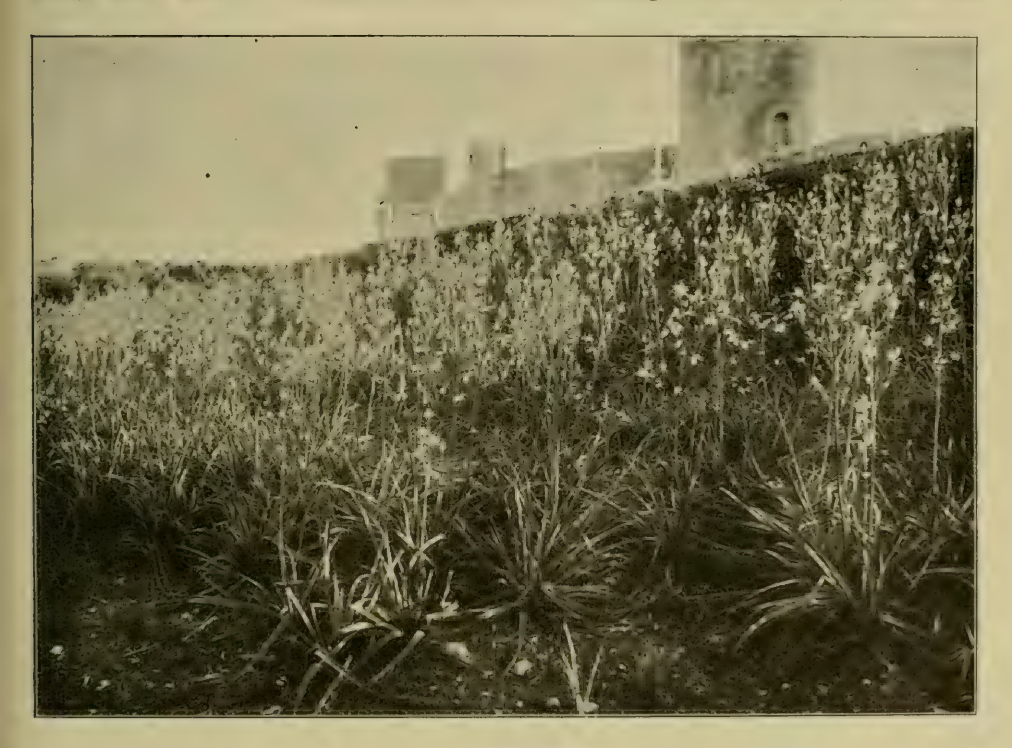


Fig. 158. *Asphodelus albus.*
Blühende Pflanzen am Schloß Belver bei Palma de Mallorca, Balearen. (Nach einer Photogr. von Dr. Bohny.)

Buschwälder Bosniens, wo sie neben *Paris*, *Majanthemum*, Arten von *Polygonatum*, *Convallaria* und andern Schattenpflanzen wächst; unter Panzerföhren (*Pinus leucodermis* Ant.) wird sie von den Alpen der Hercegovina erwähnt (12, S. 245, 359). Im Hinblick auf ihr Gesamtauftreten bezeichnet sie Beck v. Mannagetta als eines der widerstandsfähigsten Gewächse der Mediterranflora und weist darauf hin, daß sie bei ihrem Aufstieg in subalpine oder alpine Regionen nicht selten in Gesellschaft echter, talabwärts gewanderter Voralpenbewohner, wie *Gymnadenia conopea*, *Saxifraga rotundifolia* u. a., getroffen wird (12, S. 115); am Monte Generoso im Tessin kommt sie sogar mit *Gentiana Clusii* und *Primula auricula* bei ca. 1500 m vor. Eine gleiche Vielseitigkeit des Auftretens zeichnet die Pflanze auch auf der iberischen Halbinsel aus

(196, S. 116, 122, 128, 143, 158). An der Riviera bewohnt *A. albus* vorzugsweise die Bergwiesenregion und kommt nur selten unterhalb 500 m vor. In der Schweiz, wo er vom Tessintal bis ins Wallis vordringt, bildet er in subalpiner Höhe, so oberhalb Lens und Naters, „prächtige natürliche Wiesen“ und wächst auch am Rawyl am Südhange der Berner Alpen (**19**, S. 43, 348, 350). In Tirol steigt er auf Bergwiesen bis 1000 m hinauf und kommt sogar auf den Prati di Bondone bei Trient noch bei 1500 m vor[1]). Ihren nördlichsten Standort hat die Art in Steiermark unweit Graz[2]); in Krain wächst sie sowohl auf Bergwiesen als an Ackerrainen und ähnlichen Standorten mit kalkigem oder lehmigem Boden[3]).

Nach den hier zusammengestellten Angaben könnte man *A. albus* eben so gut für xerophil wie hygrophil, für lichtbedürftig oder schattenliebend, für thermophil oder für eine meso- oder gar mikrotherme, der Alpenregion angehörige Pflanze halten, die hinsichtlich ihrer Ansprüche an äußere Lebensbedingungen, wie Boden und Klima, jedenfalls wenig exklusiv ist. Es scheint jedoch aus ihrer näheren Verbreitung hervorzugehen, daß sie ihr Hauptwohngebiet in der Wiesenregion des großen, das Mittelmeer nördlich begrenzenden Gebirgsbogens von der iberischen Halbinsel bis zu den illyrischen Ländern hat; hierher dürfte sie als Abkömmling einer thermo- und xerophilen Stammform aus den warmen und niederschlagsarmen Niederungsgebieten der Mittelmeerländer gelangt sein. Danach erscheinen ihre Standorte z. B. auf den Bergen Tirols und Steiermarks nicht als die einer thermophilen Reliktenpflanze aus einer wärmeren Periode, sondern vielmehr als peripherische Ausstrahlungen einer besonders in den illyrischen Ländern weit verbreiteten Bergwiesenpflanze, die durch unterirdisch-vegetative Schutzeinrichtungen zur Ansiedelung und Ausbreitung auch in Trockengebieten hervorragend befähigt ist.

Über die Keimung von *A. albus* liegen keine näheren Untersuchungen vor, doch dürfte sie, abgesehen von der Form des Laubblattes, ähnlich verlaufen wie bei *A. fistulosus*, die mehrfach (**187**, **47**, **101**, 163) beobachtet wurde (Fig. 159, 1—7). Sie erfolgt nach dem 2. Typus von Klebs. Der dünne fadenförmige Kotyledon schiebt sich mit knieförmiger Biegung (Fig. 159, 1) aus der Samenschale heraus, wobei zugleich die Hauptwurzel kräftig nach abwärts wächst. Der dünnere Schenkel des Keimblattes, dessen oberes, etwas keulig angeschwollenes Ende als Sauger das Nährgewebe aufzehrt, hört allmählich zu wachsen auf und wird samt der Samenschale durch den aufwärts strebenden unteren Schenkel über den Boden gehoben. Der sich schließlich gerade streckende Kotyledon ergrünt und bildet sich zum ersten Assimilationsorgan um; wenn die anfängliche Biegung vollständig verschwunden ist, tritt aus der Kotyledonarscheide das erste Laubblatt hervor (Fig. 159, 2). Der Kotyledon und das erste Laubblatt nehmen zueinander die $^1/_2$-Stellung, die Laubblätter selbst aber die $^2/_5$-Stellung ein. Anatomisch unterscheidet sich der zum Aufzehren des Endosperms bestimmte Teil des Kotyledon, der „Sauger“ von dem der Fortleitung der Stoffe dienenden Teil, dem „Leiter“, vorzugsweise dadurch, daß seine Zellen außen dünnwandiger und kutikulafrei sind, ihm auch Spaltöffnungen und Assimilationsgewebe fehlen, während sie im „Leiter“ vorhanden sind (Fig. 159, 3 u. 4). Das erwachsene Keimblatt unterscheidet sich anatomisch durch die schwächere Ausbildung des Assimilationsparenchyms, durch geringere Zahl von Gefäßbündeln,

---

[1]) J. Murr, Pflanzengeographische Studien aus Tirol. Thermophile Relikten in mittlerer oder oberer Höhenzone. — Allg. Bot. Zeitschr. 1906. S. 108—110.

[2]) Botan. Jahresber. Bd. 16, 1888. Abt. 2, S. 403.

[3]) A. Paulin, Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsverhältnisse Krains. Heft I. Laibach 1901. S. 21 f.

deren nur drei vorhanden sind, und endlich durch schwächere Entwicklung der Scheide von dem ersten Laubblatt, welches zuletzt 7 Gefäßbündel führt (Fig. 159, 6 u. 7). Bei der Keimung von *A. microcarpus* entwickelt sich nach Klebs (a. a. O.) das Verbindungsstück zwischen der Kotyledonarscheide und dem im Nährgewebe steckenden Sauger zu einem mäßig langen Faden, der in der Mitte der Scheide ansitzt (Fig. 159, I).

Über den Sproßaufbau der ausdauernden *Asphodelus*-Arten gibt Wydler (202, S. 99) im allgemeinen an, daß sie als zweiachsige Pflanzen anzusehen sind, deren Hauptachse Niederblätter, Laub- und Hochblätter trägt, während die Blütenstiele als Achsen 2. Ordn. aus den Achseln der Hochblätter entspringen; doch teilt er weder Beobachtungen über die Erstarkungsstadien noch über die Verjüngungsweise der blühbaren Pflanze von *A. albus* mit. Wahrscheinlich erfolgt die Verjüngung, wie auch bei *Asphodeline*, durch unterirdische mit Niederblättern besetzte Sprosse, die später als unten laubblattragende, oben blühbare Lichtsprosse über die Erde treten. Areschoug (5, S. 46) beob-

Fig. 159. *Asphodelus.* Keimung. I *A. microcarpus*; Kotyledonarscheide durch ein kurzes Mittelstück von dem im Samen steckenden Ende getrennt, das Mittelstück in der Mitte der Scheide ansitzend; 1 : 1. 1—7 *A. fistulosus*; 1, 2 verschieden alte Keimpflanzen; c Kotyledo, h Hypokotyl, w Wurzel; 1 : 1. 3 Scheide und unterer Teil des Leiters, 2 : 1. 4 Sauger und oberer Teil des Leiters, 4 : 1. 5 Embryo, 8 : 1. 6 Schematischer Querschnitt durch den Leiter, 7 durch die erste Blattspreite; 25 : 1. (1 nach Klebs, 1—7 nach Schlickum.)

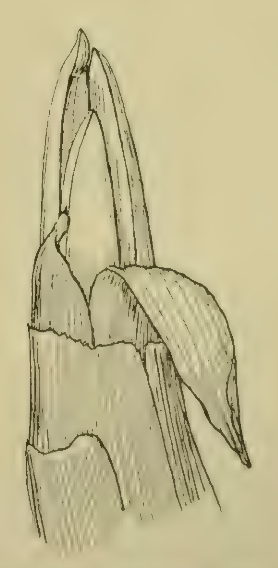


Fig. 160. *Asphodelus albus.* Sich entwickelnder Lichtsproß einer erstarkten Pflanze, Anfang März; 1 : 1. (Orig. H. Astheimer.)

achtete das erste Hervortreten der Lichtsprosse von *A. albus* im Dezember und beschreibt an den mit ihren Spitzen aus dem Boden ragenden Laubblättern eine Einrichtung zum Durchbohren des Erdbodens und zum gegenseitigen Schutze der Blätter (Fig. 160). Diese haben sich mit den Spitzen etwas voneinander getrennt, die äußersten sind sehr lang gespitzt, die beiden zuerst hervorkommenden an der Spitze scharf dreischneidig und das unterste von ihnen, welches zugleich länger ist als das nächstfolgende, ist in eine dicke dreieckige Spitze ausgezogen. Auf ihrer Innenseite ist diese stark konvex, während weiter unten das Blatt auf seiner Innenseite eine Rinne bildet; in dieser liegt das folgende, oben abgeplattete Blatt so, daß es von der konvexen Partie der Spitze des unteren Blattes wie von einem Dache geschützt wird. Zugleich bahnt diese kräftig gebaute Blattspitze den folgenden Blättern den Weg, wenn sie aus dem Erdboden hervorwachsen.

Der Termin, bei welchem die assimilierenden Sprosse über die Erde wachsen, soll nach A. Jordan[1]) für die verschiedenen Formen von *Asphodelus* typisch wechseln und bei einigen im Herbst, bei andern im Frühjahr liegen. Speziell für die Unterart *Villarsii* Verl. hebt er hervor, daß sie ihre Laubtriebe sehr spät im Frühjahr, dagegen ihre Blüten sehr zeitig entfaltet; dagegen beginnt *A. crinipes* Jord. mit der Assimilation nach Eintritt der ersten Herbstregen und blüht bei Lyon erst gegen Ende Mai oder Anfang Juni. Bei *A. albus* beginnt die Assimilationszeit der Blätter im ersten Frühjahr, wobei neben blühbaren auch rein vegetative Triebe entwickelt werden; in der folgenden Trockenperiode welken auf den mediterranen Standorten die oberirdischen Teile völlig ab.

An der entwickelten Pflanze entspringen aus der niederblattragenden Grundachse büschelförmig gestellte grobe Nebenwurzeln, die nach der Spitze zu rübenförmig anschwellen und etwa die Größe kleiner Georginenknollen erreichen; außen sind sie schwarz gefärbt, innen weißlich, während sie bei *A. ramosus* als innen goldgelb und außen braun beschrieben werden. Nach Freidenfelt (68, S. 149) sind sie als eine Unterform des *Asparagus*-Wurzeltypus zu betrachten. Am oberirdischen Grunde der Triebe drängen sich zahlreiche, spiralig gestellte lineale Blätter von meist graugrüner Farbe zu einer Grundrosette zusammen; sie sind über 60 cm lang und etwa 1,5 cm breit. Ihr dreieckiger Querschnitt mit stark vorspringendem Mittelnerv läßt sie leicht von den hohlzylindrischen Blättern von *A. fistulosus* und *A. tenuifolius* unterscheiden. Da ihre Spreite eine deutliche Drehung um ihre Achse mit etwa einem halben bis ganzen Schraubenumgang zeigt, so erscheinen sie als Windblätter, deren Konstruktion ihnen Schutz gegen den Anprall stärkerer Windstöße gewährt (**96**).

Bau der vegetativen Organe Die Beziehungen zwischen Bau und Standort sind für die europäischen *Asphodelus*-Arten noch nicht genügend aufgeklärt. Hansgirg (**66**, S. 421) erwähnt den Wachsüberzug der Blattepidermis als Schutzmittel gegen starke Verdunstung. Beck von Mannagetta (12, S. 120) fand bei den Laubblättern von *A. albus* unter dem zweischichtigen Palissadenparenchym ein stark entwickeltes Wassergewebe mit großen chlorophyllfreien Zellen, wie es ihm bei andern Arten nicht in gleich hoher Ausbildung vorzuliegen schien. Die Palissadenzellen von *A. ramosus Villarsii* sitzen nach innen zu mehreren auf einer einzigen, in der Längsrichtung gestreckten Sammelzelle auf (168, S. 318). Bei einigen *Asphodelus*-Arten (*A. fistulosus* und *A. microcarpus*) finden sich im Blatte auf der Außenseite des Phloëms Zellgruppen, die einen gummösen Saft, ähnlich dem von *Aloë*-Arten, führen (107); solche Sekretschläuche dürften wohl auch im Blatte von *A. albus* zu finden sein. In dem reichlichen Gehalt der Pflanze an Raphiden erblickt Kerner (**96**, I, S. 439)

---

[1]) Bullet. de la Soc. Bot. de France. T. 7. 1860. S. 728.

den Grund zu der Abneigung, den das Weidevieh gegen die Pflanze zeigt, die es vielfach unbeachtet niedertritt (12, S. 251). Außer in den Blättern wurden Sekretschläuche auch in den Wurzelknollen nachgewiesen. An diesen stellte L. Olivier[1]) als Ort der ersten Korkbildung die zweite subepidermale Parenchymschicht fest, und Seignette (176) studierte das Zustandekommen ihres Dickenwachstumes. Van Tieghem und Douliot[2]) fanden das Gefäßbündel der Hauptwurzel pentarch und untersuchten auch die Anlage der Seitenwurzeln. Die Korkschicht der ausgebildeten Speicherwurzeln erreicht nach Wittmack[3]) eine Mächtigkeit von 10—12 Zellschichten, die innern Korkzellen sind stark tangential gestreckt, die äußeren ungefähr isodiametrisch; unter ihnen liegen einige Phellodermzellen und dann ein mächtiges Rindenparenchym, das $^1/_4$ — $^1/_3$ des Wurzeldurchmessers einnimmt. Die Endodermis ist deutlich ausgebildet, unter dem Perikambium folgt ein dünner Zentralzylinder, der ein inneres Markgewebe umschließt. Besonders die Markzellen strecken sich stark in die Länge; teilweise sind sie, wie auch einzelne Rindenzellen, als Schläuche mit dickflüssigem Inhalt (Weichharz?) entwickelt, der in getrockneten Wurzeln als klumpige bräunliche Masse erscheint.

Die Parenchymzellen der Wurzel enthalten reichlich Dextrin und Traubenzucker, wogegen Stärke fehlt. Eine von Wittmack mitgeteilte Analyse der Wurzeln (von *A. ramosus*) ergab 68,8 % Wasser, 0,75 % Aschenbestandteile, 2,2 % Fett, 18,25 % in Glukose überführbare Stoffe, 2,3 % Pektin, 0,42 % Albumin, 7 % Zellulose. Nach einer Bestimmung von M. Delbrück im Institut für Gärungsgewerbe in Berlin enthalten die *Asphodelus*-Wurzeln neben 73,2 % Wasser 14,6—19,1 % vergärbare Substanz. Der hohe Dextrin- und Glukosegehalt der Wurzeln bedingt zweierlei Verwendung derselben. Einerseits wird aus den gedörrten und zu Pulver gemahlenen Knollen ein ausgezeichnetes Klebmittel hergestellt, das im Orient unter dem Namen *Τσιρίσσι* (arab. sīrīs) in den Handel gebracht und nach v. Heldreich von Schuhmachern, Sattlern und Buchbindern vielfach benutzt wird. Andererseits sind die Knollen auch ihres Zuckergehaltes wegen auf Spiritus verarbeitet worden, so in Algier, bei Athen, im südlichen Spanien, in Languedoc u. a. O. Die von M. Delbrück aus 5000 kg Goldwurzeln in der Berliner Versuchsstation dargestellte Maische vergor ziemlich gut, das Gesamtergebnis war aber wegen der Holzigkeit der Wurzeln hinsichtlich der Rentabilität ungenügend; die Ausbeute an Alkohol betrug je nach dem angewandten Verfahren 380—580 Literprozente, während Kartoffeln 800 bis 1200 Literprozente ergeben. An einer französischen Versuchsstation wurde[4]) aus Wurzeln von *A. ramosus* mittels Weinhefe ein Alkohol mit Burgunderaroma hergestellt, der dem Melassealkohol überlegen sein soll.

In physiologischer Beziehung ist von den Angaben über die Inhaltsstoffe der Speicherwurzeln besonders das Fehlen von Stärke interessant: da auch die Samen (s. unten) diesen Reservestoff nicht führen, so ist anzunehmen, daß bei *Asphodelus*-Arten ähnlich wie bei *Allium* das Amylum durch Glukose vertreten wird.

---

[1]) Bullet. de la Soc. Bot. de France. T. 27, 1880. S. 332.

[2]) Ph. Van Tieghem et H. Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sci. Nat. 7. Sér. Botan. T. VIII. 1888. S. 318 f.

[3]) L. Wittmack, Über *Asphodelus*-Wurzeln aus Spanien, mit Rücksicht auf ihren Wert für die Spiritusgewinnung. — Gesellsch. naturf. Freunde, Berlin. 1884. S. 139 bis 150.

[4]) Botan. Jahresber. Bd. 24. 1896. Abt. 2. S. 475.

Blütenverhältnisse. Die blühbaren über der Erde erscheinenden Triebe von *A. albus* entwickeln im Frühjahr oberhalb ihrer grundständigen Laubrosette eine unterwärts nackte, oben mit zahlreichen (bis 50 oder mehr) Hochblättern besetzte unverzweigte oder unten mit kurzen Seitenzweigen versehene Infloreszenzachse. Die Tragblätter sind aus eiförmigem Grunde lanzettlich und fast schwarzviolett gefärbt, sie bilden an der Spitze der noch nicht völlig erblühten Infloreszenz einen deutlichen Schopf. Aus ihren Achseln entspringen an aufrechten bis abstehenden Stielen die Einzelblüten, welche mit einem seitlichen Vorblatt ausgestattet sind (202). Das trichterförmige, etwa 3 cm lange Perigon teilt sich in 6 fast freie länglich-lineale stumpfe, zuletzt stark spreizende Abschnitte von weißer Farbe mit je einem blaugrünen Mittelstreif an der Außenseite. Die 6 Staubblätter umgeben mit ihrer hautartig verbreiterten, außen behaarten, innen ausgehöhlten Filamentbasis den kugeligen Fruchtknoten und erheben ihre in einem Grübchen der Rückenseite befestigten Antheren ungefähr gleich hoch. Über sie ragt der fadenförmige Griffel mit schwach dreilappiger Narbe hervor. Ein Querschnitt durch den Fruchtknoten läßt 3 Septalnektarien erkennen, die sich jedenfalls wie bei *Asphodeline* durch hinzutretende Nektarabsonderung in den Rinnen der Außenseite des Fruchtknotens zu Doppelnektarien gestalten.

Als Blütezeit des *A. albus* wird für illyrische Standorte (12) der April, für andere, wahrscheinlich höher gelegene Gegenden erst der Mai bezw. Juni angegeben; auf den Bergwiesen oberhalb Brentonico am Monte Baldo sah Kirchner in einer Höhe von etwa 800 m den Anfang des Blühens am 3. Juni eintreten. In dürren Niederungsgebieten muß die Pflanze ihre Blüte vor Beginn der Trockenperiode beendet haben, da sie dann mit dem Einziehen ihrer grünen Teile anfängt und wahrscheinlich bis auf die Erneuerungsknospen im Laufe der trocknen Jahreszeit abstirbt.

Die Bestäubungseinrichtung wurde von J. Mac Leod (132) in den Pyrenäen untersucht. Er fand, wie auch Kerner (96), Pandiani (130) und Kirchner (im bot. Garten zu Hohenheim), die Narbe beim ersten Aufgehen der Blüte bereits geschlechtsreif und zwischen den noch aneinanderschließenden Perigonzipfeln hervorragend; die Antheren sind zu dieser Zeit noch geschlossen. Von ihnen öffnen sich nach Ausbreitung des Perigons zuerst die des äußeren, dann die des inneren Kreises (Fig. 161). Da sich die Narbe etwa um 4 mm über die Antheren erhebt, ist spontane Selbstbestäubung so lange unmöglich, als die Blüte geöffnet bleibt; aber auch wenn sie sich gegen Ende der Anthese schließt, ist Autogamie wegen der gegenseitigen Stellung der Bestäubungsorgane erschwert. Die Blüten sind für Falterbesuch eingerichtet. Die keilartig verbreiterten und an den Rändern mit Härchen ausgestatteten Filamentbasen neigen sich knieähnlich oberhalb des Fruchtknotens zusammen und bilden hier im Umkreis des Griffels 6 Zugänge zu der darunter liegenden von den Filamentbasen und der Oberfläche des Fruchtknotens gebildeten Nektarkammer. An der Kniestelle verlaufen die sonst randständigen Haarlinien nach der Mitte des Filamentes zusammen, sodaß zwischen je zwei benachbarten Filamenten ein ganz enger Spalt für die Einführung des Insektenrüssels übrig bleibt. Der abgesonderte Nektar ist oft so reichlich, daß er die Nektarkammer ganz ausfüllt. Ein besonderer Landungsplatz ist nicht vorhanden, daher wohl anzunehmen, daß die Blume an im Fliegen saugende Schwärmer angepaßt ist. Wenn es sich so ver-

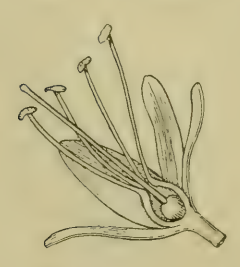


Fig. 161. *Asphodelus albus.* Ältere, im zwitterigen Zustand befindliche Blüte, längs durchschnitten; 1 : 1. (Orig. K.)

hält, so sind die normalen Bestäuber der Blüten noch nicht bekannt, denn Mac Leod konnte an ihnen nur 2 Arten von allotropen Zweiflüglern bemerken, und Pandiani beobachtete reichlichen Besuch von *Bombus* und *Apis*.

Die befruchteten Fruchtknoten schwellen unter Abwelken der Blüte an, wobei die zerfließenden Perigonzipfel und der Griffel noch einige Zeit stehen bleiben und letzterer sich hakig einschlägt. Die jungen Fruchtstiele führen eine karpotropische Bewegung aus, durch welche die reifende Frucht der Infloreszenzachse genähert wird, nachdem vor dem Aufblühen eine entgegengesetzte gamotropische Bewegung stattgefunden hat (62, S. 103). Im Reifezustande bilden die Früchte schwach kantige oder kugelige, quergerunzelte lederige Kapseln, die sich an den Scheidewänden öffnen. Im Endokarp findet sich ein Schlauchgewebe, dessen Zellen mit einer gelblichen gelatinösen Flüssigkeit erfüllt sind (131). Hauptsächlich nach der Größe und Form der Früchte unterscheidet man (4, S. 36 f.) eine Reihe von Unterarten und Varietäten von *A. albus*, bei denen die Fruchtgröße zwischen 1 und 5 cm schwankt, und auch die Zahl der Querrunzeln Unterschiede darbietet; einige dieser Formen haben nur ganz lokale Verbreitung. Auch bei andern *Asphodelus*-Arten, z. B. bei *A. ramosus*, werden ganz ähnliche Differenzierungen in der Größe und sonstigen Ausbildung der Früchte beobachtet, die einen Zusammenhang dieser Einrichtungen mit der Art der Aussäung wahrscheinlich machen. An den Samenanlagen bildet sich nach Poisson[1]) ein Arillus aus, der sich jedoch an das äußere Integument so dicht anlegt, daß er später davon nicht mehr zu unterscheiden ist. Bei der Entwicklung der Samenschale wird das innere Integument frühzeitig resorbiert, die Zellen des äußeren verholzen und nehmen eine schwarze Färbung an; diese unterbleibt an sterilen Samen. Die bei der Reife schwarzen, etwa 6 mm langen Samen (Fig. 162) gleichen in der Gestalt schmalen Orangenschnitten mit abgerundetem Rücken und scharfen Seitenkanten, am Rücken zeigen sie Querrunzeln. Sie enthalten innerhalb des hornigen Nährgewebes einen walzenförmigen Embryo, dessen Parecnhymzellen reichlich Öl, aber keine Stärke führen. Nach dem Ölgehalt und der arillusartigen Bildung könnte man die Verbreitung der Samen durch Ameisen vermuten, allein es liegen darüber keine Beobachtungen vor. Die Aussäung kann wohl auch auf autochorem Wege erfolgen, indem die Fruchtstengel absterben und niedersinken und die vorher noch nicht durch den Wind aus den Kapseln geschüttelten Samen auf die Erdoberfläche gelangen. Ob der Wind, der bei der Ausstreuung der Samen jedenfalls die Hauptrolle spielt, auch die Verbreitung abgelöster Kapseln, etwa wie bei Bodenrollern, befördert, ist bisher nicht beobachtet; die Loslösung der Früchte wird gewiß durch die Gliederungsstelle des Kapselstieles erleichtert. Die gelatinöse Schicht der Fruchtwand deutet auf Quellbarkeit, wie sie auch bei andern *Liliaceen*-Kapseln, z. B. denen von *Scilla bifolia*, vorkommt.

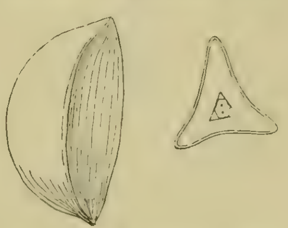


Fig. 162. *Asphodelus albus*. Same von außen und im Querschnitt, 4 : 1. (Orig. K.)

7. Gattung. **Asphodeline Rchb. Junkerlilie.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

11. Asphodeline lutea Rchb. 12. A. liburnica Rchb.

Die Gattung *Asphodeline* unserscheidet sich von *Asphodelus* vorzugsweise durch die stärker ausgesprochene Zygomorphie ihrer Blüten; in den vegetativen

---

[1]) J. Poisson. Matériaux pour servir à l'histoire de l'ovule et de la graine. — Bull. Mus. Hist. Nat. 1903. S. 201—203.

Organen ähnelt sie den ausdauernden *Asphodelus*-Arten und besitzt gleich diesen auch Speicherwurzeln. Habituell lassen sich die Arten von *Asphodeline* an dem bis zur Inflorescenz hinauf mehr oder weniger beblätterten Lichtsproß erkennen, dem eine grundständige Laubrosette fehlt.

Beide oben genannten Arten sind der geographischen Verbreitung nach Glieder der Mediterranflora und treten hauptsächlich in den Ländern östlich von der Adria, also in Istrien, Dalmatien, Montenegro, Hercegovina und andern Balkanländern, außerdem aber auch in Italien auf; weiter östlich ist *A. lutea* bis zur Krim, den Kaukasusländern und Kleinasien, *A. liburnica* bis Kreta, Rhodus und Cypern verbreitet. Bezüglich ihres ökologischen Verhaltens erscheint *A. lutea* nach den Mitteilungen Becks v. Mannagetta in den illyrischen Ländern, u. Raddes im Kaukasus als eine xerophile Steppenpflanze, die sowohl für die dalmatinische Felsheide als die Karstheide bezeichnend ist (12. S. 162, 252). Im Kuratal des Kaukasusgebietes bildet die Pflanze auf hartem Lehmboden, der durch Regengüsse nur oberflächlich erweicht wird, ausgedehnte, fast reine Bestände, die an die *Asphodelus*-Wiesen der Mittelmeerküsten erinnern und ihre Vegetation schon im Februar in Gesellschaft steppenbewohnender Knollen- und Zwiebelgewächse, wie *Merendera caucasica* u. a. beginnen; auch vom Bos-dagh im Kaukasus beschreibt Radde das Auftreten der dunkelgrünen *Asphodeline*-Steppe mit ihren dicht stehenden hohen Blattbüscheln (139, S. 91, 93 f.). Am Westflügel des Kaukasus sah genannter Forscher die Pflanze auch unter Beständen von *Pinus maritima* an Kalkwänden auftreten, wo sie Mitte Juli sich im samenreifen Zustand befand. In den Dinarischen Alpen steigt sie auf dem Koziak bei Spalato bis 600 m auf und wächst auch auf dem Leotar bei Trebinje (12, S. 111, 397).

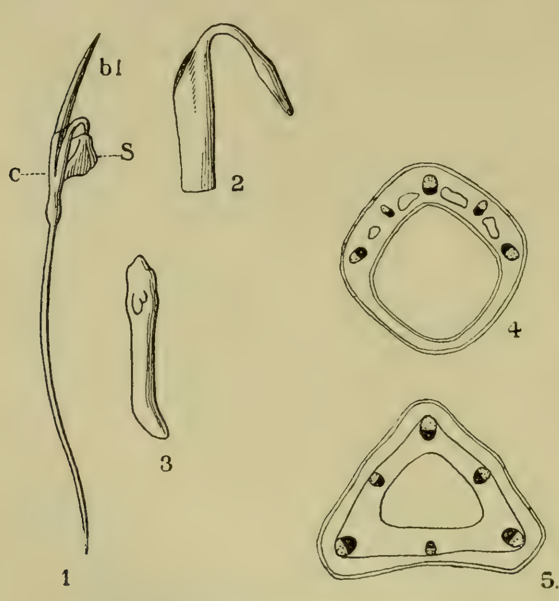


Fig. 163. *Asphodeline lutea.* Keimung. 1 Keimpflanze; S Samen, c Kotyledo, bl erstes Blatt; 1 : 1. 2 Kotyledo, 2 : 1. 3 Embryo, 5 : 1. 4 Schematischer Querschnitt durch die erste Blattscheide, 25 : 1. 5 Schematischer Querschnitt durch die erste Blattspreite, 25 : 1. (Nach Schlickum.)

A. liburnica ähnelt in ihren Ansprüchen an Klima und Boden der andern Art und ist (12, S. 252) ebenfalls eine Charakterpflanze der dalmatinischen Karstheide.

In der Keimung (Fig. 163) unterscheidet sich *A. lutea* von *Asphodelus* dadurch, daß bei jener der Kotyledon unterirdisch bleibt, und die Assimilation der Keimpflanze also vom ersten Laubblatt ausgeht (163, S. 23—27). In der stark geförderten Entwicklung der Hauptwurzel, dem Hervortreten der Laubblätter aus der Keimblattscheide, der Entleerung des Nährgewebes durch das Saugorgan des Kotyledons u. a. weicht die Keimpflanze nicht wesentlich von *Asphodelus* ab. Das erste Laubblatt befindet sich zum Keimblatt in der Stellung $^1/_2$, die zweizeilige Anordnung setzt sich auch an den ersten Laubblättern

fort. Diese Stellungsverhältnisse wurden auch schon von Wydler (202, S. 99) angegeben, der dann oberhalb der Laubblätter Niederblätter auftreten sah.

Er machte über die Wuchsverhältnisse von *A. lutea* noch weitere Angaben, vermochte jedoch das erste Auftreten des blühreifen Zustandes nicht festzustellen. Die Erneuerung der Pflanze findet nach ihm durch niederblatttragende Ausläufer statt, die sich häufig verzweigen. Mit dem Auswachsen der Triebe über den Boden hört die Niederblattbildung auf, indem hier nur noch in der Regel ein Niederblatt sichtbar wird. Die dichte Anordnung der Niederblätter geht dann in die $^2/_5$-Stellung der Laubblätter über, die weiter oben auch $^5/_8$- und $^8/_{13}$-Stellung annehmen; letztere wird dann in der Infloreszenz beibehalten. Laubblätter und untere Hochblätter zeigen eine schiefe Insertion über scheidiger Basis, indem sich der eine Rand bedeutend tiefer abwärts erstreckt als der andere; die dadurch zustande kommende schiefe Drehung folgt dem kurzen Wege der Blattspirale (im Sinne von A. Braun).

Die erwachsene Pflanze von *A. lutea* erreicht eine Höhe von 60—80 cm. Sie entwickelt ähnlich wie *Asphodelus albus* büschelig gestellte rübenförmige Speicherwurzeln, aus denen ein Klebstoff gewonnen wird, welchen man im Kaukasusgebiet unter dem Namen „Tscheresch" (griech. *Τσιρίσσι*) in derselben Weise verwendet, wie bei jener Art. Am blühbaren Stengel setzen sich die zahlreichen (bis 30 oder mehr) lineal-pfriemenförmigen, dreikantigen, am Grunde in eine Scheide verbreiterten, oben allmählich zugespitzten Blätter bis zur Infloreszenz hin fort. Bei *A. liburnica*, deren blühbarer Stengel meist 40—60 cm hoch wird, nehmen die Laubblätter nur das untere Drittel oder etwa die Hälfte der Tragachse ein und sind dünner, fadenförmig-pfriemlich, fünfkantig, auf den Kanten rauh. Die Blattbüschel beider Arten überdauern den Winter.

Anatomischer Bau der vegetativen Organe. Das erste dreiseitig-prismatische Laubblatt an der Keimpflanze von *A. lutea* (Fig. 163, 5) besitzt bereits ein entwickeltes Assimilationsparenchym von 3—4 Schichten von Palissadenzellen und reichliche Spaltöffnungen (163). In der tiefer liegenden chlorophyllfreien Zone verlaufen den Blattkanten entsprechend 3 stärkere kollateral gebaute Gefäßbündel, mit denen 3 kleinere abwechseln; in der Blattmitte liegt eine Luftlücke. Der Bau der im Jugendzustand geschlossenen Blattscheide ist aus Fig. 163, 4 ersichtlich. Auch an der erwachsenen Pflanze haben die Blätter von *A. lutea* einen auffallend lockeren Bau (Fig. 164). Nicht nur sind sie durch einen weiten, infolge von Zerreißung gebildeten mittleren Luftkanal fast röhrig, sondern auch das aus Palissadenzellen bestehende Assimilationsparenchym enthält große Luftgänge. Außer der auf der Unterseite hervortretenden Kante und den beiden kantigen Rändern sind auf den Blattflächen noch dunkelgrüne abgerundete Längsriefen vorhanden, die mit hellgrünen vertieften Rillen abwechseln; an den Riefen ist die Epidermis spaltöffnungslos, ihre Zellen springen vielfach höckerförmig nach außen vor, die darunter liegenden Palissadenzellen sind verhältnismäßig dichter gelagert und in 4 Schichten angeordnet; in den Epidermisstreifen, welche über den Rillen liegen, befinden sich zahlreiche, etwas eingesenkte Spaltöffnungen, die Palissadenzellen hängen seitlich wenig zusammen, sondern bilden fadenartige, zur Blattoberfläche ziemlich senkrecht gestellte Reihen; nach De Bary (32, S. 79) setzt sich von den Spaltöffnungen aus die Kutikula über die ganze Innenfläche der Epidermis fort, soweit diese an Interzellularräume angrenzt. Kollaterale Gefäßbündel liegen auf der Grenze des Assimilationsparenchyms und des inneren farblosen und zerrissenen Gewebes; die der beiden Seitenränder sind platt gedrückt, die übrigen von rundlichem Querschnitt. Je ein Gefäßbündel liegt unter einer Riefe, bisweilen ein schwaches auch unter einer Rille. Die Blätter von *A. liburnica* zeigen einen ganz ähnlichen Bau, haben aber einen viel kleineren Querschnitt, sind demgemäß auch nur von 6 Gefäß-

bündeln durchzogen und zeigen unterseits auf jeder Seite der Mittelkante nur eine kräftig vorspringende Riefe, während die in der Mitte der Oberseite schwach entwickelt ist. Die auf den Kanten und Riefen liegende Epidermis zeigt so stark ausgebildete vorspringende Spitzen, daß die Blätter rauh werden. Über die sonstigen Strukturverhältnisse, wie z. B. den Bau der Speicherwurzeln, ist auf die vorige Gattung (S. 301) zu verweisen. Als histologische Besonderheit von *A. lutea* wird (168, S. 350) die Fächerung der mechanischen Zellen sowie ein dunkelbrauner Inhaltsstoff in den äußeren Leptomzellen angegeben.



Fig. 164. *Asphodeline lutea.*
Hälfte des Querschnittes durch ein überwintertes Laubblatt; das Chlorophyllparenchym schraffiert. 36 : 1. (Orig. H. Astheimer.)

Der Blütenstand von *A. lutea* ist (202, S. 100) eine gipfelständige, aus Wickeln aufgebaute, allseitswendige Traube, die absatzweise von unten her aufblüht. Sie trägt weißliche, mit dunklem Mittelstreif versehene Hochblätter, welche die Stengelspirale fortsetzen; die untersten bleiben steril und sind durch ein längeres Internodium von den fertilen getrennt. Aus deren Achseln entspringen die unterhalb der Mitte gegliederten Blütenstiele; die von Wydler angegebenen Vorblätter stehen zu dieser Gliederungsstelle außer Beziehung. Am Blütenstande sind die Knospen anfänglich aufwärts gerichtet, kurz vor dem Aufblühen und während desselben krümmt sich der Blütenstiel derart, daß das geöffnete Perigon nach unten geneigt ist. Aus Versuchen von Vöchting (193, S. 158; 194, S. 323—327) folgt, daß in diesem Fall die Ursache der Krümmung nicht auf direkten Einfluß der Schwerkraft, sondern auf spontanes Wachstum an der Oberseite des Stieles (Epinastie) zurückzuführen ist.

Die gelb gefärbten, duftlosen Einzelblüten (Fig 165), deren Zahl etwa 20—30 beträgt, besitzen ein tief 6teiliges Perigon von etwa 5 cm Durchm. mit ungleichen, länglich-lanzettlichen Zipfeln, von denen der nach unten gerichtete am schmalsten ist. Sie breiten sich (nach Beobachtungen im botan. Garten zu Hohenheim) in einer fast senkrecht gestellten Ebene aus und erreichen eine Länge von 23 mm bei 5—9 mm Breite. Andröceum und Gynäceum steigen bogenförmig aus dem Perigongrunde hervor; ersteres ist deutlich heteromorph mit stärker entwickelten inneren Staubblättern und kürzeren äußeren; jene ragen um 20, diese nur etwa 10 mm aus dem Blütengrunde hervor. Die Zygomorphie der Blüten hat nach Versuchen Vöchtings am Klinostaten (a. a. O.) ihre Ursache in der Schwerkraft, da die der Drehung ausgesetzten Blütenstände aus ihren Knospen aktinomorphe Blüten entfalteten. Die Perigonblätter haben am Rücken einen grünen Mittelstreifen; das Parenchym enthält in dieser Gegend normale Chlorophyllkörner und die Epidermis führt Spaltöffnungen, der gelbe Blütenfarbstoff ist an spindelförmige, dreispitzige oder eckige Chromoplasten gebunden[1]). Staubfäden und Griffel sind goldgelb, die innerhalb eines Grübchens der Rückenseite am Filament befestigten Antheren haben braune, der Pollen goldgelbe

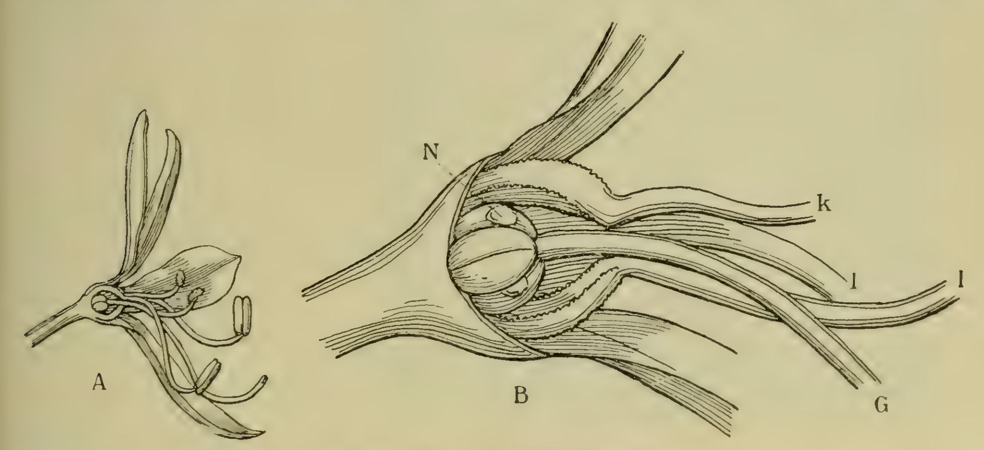


Fig. 165. *Asphodeline lutea.*
A Junge, im weiblichen Zustand befindliche Blüte, längs durchschnitten: 1 : 1. B Längsschnitt durch den Grund der Blüte; k ein kurzes, l längere Staubblätter G Griffel, N Nektartropfen; 6 : 1. (Orig. K.)

Farbe. Die Basis der Filamente ist verbreitert und umgibt den Fruchtknoten in ähnlicher Weise wie bei *Asphodelus*. In dem dreifächerigen Fruchtknoten liegen an den Verwachsungsrändern der Karpelle 3 innere Nektarien, denen eben so viele nektarabsondernde Rinnen an der Außenwand, die Außennektarien, entsprechen; die beiderlei Nektarien treten an der Spitze des Fruchtknotens mit einander in Verbindung und bilden dadurch je ein Doppelnektarium (163, S. 6). In jedem Fruchtknotenfach befinden sich 2 Samenanlagen. Der fadenförmige Griffel endet in eine rundliche, aus 3 sehr kurzen, oben halbkugelig abgerundeten Ästchen zusammengesetzte Narbe, die mit reihenweise angeordneten, halbkugeligen Papillen besetzt ist (75. S. 29). Die Blüten sind ephemer (62. S. 165).

Die Bestäubungseinrichtung von *A. lutea* wurde durch A. Franke

[1]) Nach A. F. W. Schimper, Über die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitung, Bd. 41, 1883. S. 141.

(46) und O. Kirchner (an Exemplaren des botan. Gartens zu Hohenheim, 13. Juni 1902) untersucht. Beide Beobachter fanden Protogynie; nachdem die Blüten mit bereits empfängnisfähiger Narbe sich geöffnet haben, springen nach einigen Stunden die Antheren der längeren Staubblätter mit 2 Längsrissen auf und entlassen den Pollen, später folgen die kürzeren Staubblätter. Der Nektar fließt an den äußeren Fruchtknotenrinnen hinab und sammelt sich in reichlicher Menge im Perigongrunde an. Das bei *Asphodelus albus* über die Nektarzugänge gesagte gilt auch hier, und die Blüten müssen ihrer ökologischen Ausrüstung nach als Falterblumen mit äußerst beschränktem Nektarzugang gelten. Doch können bei sehr reichlicher Nektarabsonderung, wie sie von Schniewind-Thies (164) angegeben wird, sicher auch *Apiden* und andere Besucher den Nektar sich zu nutze machen. Direkte Beobachtungen über Besuch und Ausbeutung der Blumen in der Heimat der Pflanze liegen nicht vor. Spontane Selbstbestäubung erscheint bei der angegebenen Stellung von Narbe und Antheren mindestens sehr erschwert.

Die Blüten von *A. liburnica* entfalten sich nach Beobachtungen im Hohenheimer botan. Garten etwa 3 Wochen später als die von *A. lutea*, von denen sie in ihrer Einrichtung nur wenig abweichen. Das Aufblühen trat an sonnigen warmen Tagen nachmittags ein. Der Durchmesser der geöffneten Blüte beträgt etwa 5 cm, die Perigonabschnitte sind 27 mm lang, die äußeren 5, die inneren 8 mm breit. Ihre Färbung ist etwas heller gelb als bei *A. lutea*, die grüne Rückenlinie auch hier vorhanden. Staubblätter und Griffel zeigen hellgelbe, die geschlossenen Antheren tief orangegelbe Farbe. Die Protogynie ist stark ausgeprägt; die kleine zweispitzige Narbe steht über und vor den Antheren der längeren Staubblätter, sodaß spontane Autogamie nicht eintreten kann. Als Besucher fand sich *Apis mellifica* ein. Das spätere Blühen von *A. liburnica* im Vergleich zu *A. lutea* wird auch durch die Angaben der Floristen bestätigt, nach denen letztere Art schon im April, erstere dagegen im Mai blüht.

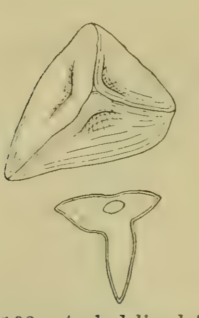


Fig. 166. *Asphodeline lutea.* Same von außen und im Querschnitt, 4:1. (Orig. K.)

Frucht und Samenbildung, Aussäung. Die Früchte sind, ähnlich wie bei *Asphodelus*, kugelige Kapseln, die sich bei der Reife an den Scheidewänden öffnen. Auch die karpotropischen Bewegungen der Fruchtstiele sind bei beiden Gattungen die gleichen (62, S. 103), das von Parlatore für *Asphodelus* angegebene Schlauchgewebe in der Kapselwand ist an *A. lutea* stark entwickelt. Bei dieser Art ist die etwa 1,5 cm lange Frucht grob und unregelmäßig runzelig, bei *A. liburnica* deutlich querrunzelig. Die schwarzen, scharf dreikantigen und am Rücken gewölbten Samen (Fig. 166) enthalten ein fast hornartiges Nährgewebe mit stark getüpfelten Zellen (163) und Oelinhalt. Der am Kotyledonarende gekrümmte Embryo ist ebenso wie das Nährgewebe stärkefrei, aber ölreich. Über die Aussäungsweise liegen keine Beobachtungen vor.

8. Gattung. **Paradisia Mazz. Alpenlilie.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

13. P. liliastrum Bert.

In der Tracht erinnert *Paradisia* durch ihre grundständige Laubrosette und die großen schneeweißen Blüten an die ausdauernden Affodill-Arten des Mittelmeergebietes (Fig. 167). Sie ist jedoch eine ausschließliche Bergpflanze, die von dem

zentraliberischen Tafellande (198, S. 174), den Pyrenäen und einem Teil des Apennin durch die West-, Zentral- und Ostalpen bis Kärnten und Krain sich sporadisch ausbreitet. Mit Vorliebe bewohnt sie grasige besonnte Hänge in einem Höhengürtel zwischen 950—1800 m, im Wallis sogar bis über 2000 m; in Graubünden sah H. Müller Hunderte von Exemplaren die Wiesen unterhalb des Bergüner Steins bei 1200—1300 m mit ihren prächtigen Blüten schmücken.



Fig. 167. *Paradisia liliastrum* bei Tschamut (Oberalp). 1 : 5. (Orig.-Photogr. von Forstassessor Feucht.)

Hinsichtlich der Wuchsverhältnisse wird sie von Wydler (202, S. 104 f.) als zweiachsige Pflanze mit gleichem Schema wie *Asphodelus* bezeichnet. Über den scheidig-häutigen Niederblättern der ausdauernden kurzen Grundachse, die einen Büschel etwas verdickter Nebenwurzeln trägt, folgt an den Lichtsprossen eine Rosette spiralig gestellter, grasähnlich schmaler, am Grunde scheidiger Laubblätter; Nieder- und Laubblätter sind nach $^2/_5$, seltener nach $^3/_8$ geordnet. Über der Laubrosette steht an einem stark längsgestreckten Schaft die traubige einseitswendige Infloreszenz. Die Verjüngung findet durch mehrere Knospen in den Achseln der Rosettenblätter statt, von denen die oberste die am meisten geförderte (Kraftknospe) ist und den abgestorbenen Blütensproß des Vorjahres ersetzt. Die Seitenknospen beginnen mit einem rückenständigen Vorblatt, das sich an Kulturexemplaren bisweilen in Form eines Laubblattes entwickelt (202).

Der anatomische Bau der vegetativen Organe zeigt keine Merkmale, die von denen der nächstverwandten *Liliaceen* wesentlich abwichen. R. Schulze (168, S. 323) erwähnt nur das auffallend zartwandige Zentralgewebe in der Wurzel.



Fig. 168. *Paradisia liliastrum.* Blüte nach Wegnahme von 2 Perigonblättern u. 1 Staubblatt. 1 : 1. (Orig. K.)

Bemerkenswerte Eigentümlichkeiten treten dagegen in der besonders durch H. Müller (145, S. 48—50) bekannt gewordenen

Blüteneinrichtung hervor (Fig. 168). Die Infloreszenz setzt sich in der Regel aus wenigen (3—4), selten aus zahlreicheren Blüten zusammen, die vorblattlos aus den Achseln scheidiger, allmählich zugespitzter Hochblätter in wagerechter oder schräg abwärts geneigter Stellung entspringen; Hansgirg (62, S. 165) bezeichnet sie als Eintagsblumen. Von den 6 Abschnitten des schneeweißen trichterförmigen, 4—5 cm langen Perigons sind die äußeren schmäler und an der Spitze grün gefärbt, die 3 inneren breiter und an der Spitze mit einem grünen Grübchen versehen. Die 6 Staubblätter stellen sich mit schwacher Aufwärtsbiegung in den Blüteneingang und wenden die geöffneten pollenbedeckten Antherenflächen den einfahrenden Insekten entgegen; sie werden von dem ebenfalls schwach aufwärts gebogenen Griffel mit knopfförmiger Narbe überragt. Der Fruchtknoten enthält 3 innere Septalnektarien, denen nach Schniewind-Thies (164, S. 6) 3 äußere Nektarrinnen entsprechen sollen; jedoch hat G. Behrens (**145**, S. 49, Anm.) diese nicht aufgefunden. Der Nektar wird so reichlich abgesondert, daß er den ganzen Zwischenraum zwischen der Fruchtknotenbasis und dem Perigon ausfüllt. Im Hohenheimer botan. Garten kultivierte Exemplare waren schwach protogyn und dufteten etwas nach Honig. Die Blütenkonstruktion, die besonders durch die aufgebogene Lage von Griffel und Staubblättern gekennzeichnet ist, macht im Verein mit der weißen Blütenfarbe Anpassung an Falter wahrscheinlich, und in der Tat sah H. Müller die Blüten bei Bergün von zahlreichen Exemplaren von *Plusia gamma* besucht, die den Blütengrund im Umkreis des Fruchtknotens mit der Rüsselspitze betupften und, da sie hierbei in der Regel über Narbe und Antheren wegkrochen und beiderlei Organe mit ihrer Unterseite streiften, häufig Fremdbestäubungen vollziehen mußten. Als minderwertige Gäste fanden sich auch eine kleine pollensammelnde oder nektarsaugende Furchenbiene (*Halictus*), sowie einige Käfer und eine Blattwespe ein. Diese Beobachtungen haben insofern Interesse, als sie beweisen, daß die Blüte von *Paradisia*, obwohl die Nektarzugänge keineswegs verengert sind, für Falterbesuch vollkommen paßt. Als Blütezeit werden die Monate Juni und Juli angegeben.

Frucht und Samenbildung. Nach der Befruchtung entwickelt sich der etwas gestielte Fruchtknoten zu einer dreiseitig-eiförmigen, etwa 13 mm langen, querrunzeligen Kapsel. Die am Winkel der Fächer in zwei Reihen befestigten Samenanlagen wachsen zu schwarzen, hartschaligen, undeutlich gerunzelten Samen heran. Wie bei *Asphodelus* findet eine karpotropische Bewegung der Fruchtstiele statt (62). Über die Aussäung und die Keimung der Samen ist nichts näheres bekannt.

9. Gattung. **Anthericus L. Graslilie.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

14. A. liliago L. 15. A. ramosus L.

Beide *Anthericus*-Arten sind ausdauernde Rhizompflanzen mit grundständiger grasähnlicher Blattrosette und traubiger oder rispiger Infloreszenz, die sich aus mäßig großen, weißen Sternblumen zusammensetzt.

Ihr Wohngebiet schließt die borealen Teile Europas, also Island, das nördliche Skandinavien und Nordrußland, ebenso aber auch Großbritannien aus, sodaß die Verbreitung eine allgemeine NW-Grenze und ein südöstliches Zentrum erkennen läßt. Beide Arten fehlen auch dem nordwestdeutschen eigentlichen Heidegebiet und sind in Dänemark, den baltischen Küstengegenden und in Südschweden nur sporadisch verbreitet. A. Schulz nimmt daher für sie eine Einwanderung in Skandinavien über eine früher breitere dänische Landbrücke an (167). Ostwärts ist *A. liliago* bis Kleinasien, *A. ramosus* bis zur Krim und

dem Kaukasus nachgewiesen. Im südlichen Europa verbreiten sie sich über die drei Mittelmeerhalbinseln bis nach Südrußland, wo sie z. B. von dem Schwarzerdegebiet des Gouv. Tula als charakteristische Florenbestandteile genannt werden[1]). Nach ihrem Auftreten im nord- und mitteldeutschen Gebiet zeichnen sich beide Arten durch ihre Vorliebe für trockene sog. pontische Hügel und Waldheiden aus; häufig finden sie sich als Bestandteile der echten *Calluna*-Heide zwischen Gräsern und *Hypnum*-Arten auf sandig humösem Boden (73, S. 155, 244, 286). Drude (39, S. 184) bezeichnet sie für den hercynischen Florenbezirk als Charakterpflanzen trockener Geröll- und Felsfluren; so wächst z. B. *A. liliago* am Boselabhang an der Elbe bei Meißen in Gesellschaft anderer pontischen Hügelpflanzen, wie *Prunus avium*, *Rosa*-Arten, *Peucedanum cervaria*; beide Graslilienarten finden sich auf dem Bienitz im Gebiet der Weißen Elster (39, S. 161, 417). Im südwestlichen Fläming tritt *A. liliago* neben *Cytisus sagittalis* und *Sedum reflexum* in trockenen *Calluna*-Beständen auf[2]); dieselbe Art wird für das böhmische Mittelgebirge als Glied der pontischen *Stipa*-Genossenschaft neben *Adonis vernalis* und *Artemisia pontica* erwähnt[3]). In den Karpaten bewohnt sie niedrig gelegene, kalkarme Felsen (135, S. 112). Für das südbayerische Alpengebiet bezeichnet Sendtner (177, S. 877) *A. liliago* als verbreitet auf fetten Heidewiesen, sowie Kieferwaldstellen mit kiesigem oder lehmgemengtem Untergrund mit Ausschluß der Hochalpenregion, und *A. ramosus* als Pflanze sonniger, steiniger Abhänge und dürrer Heidewiesen auf Kalk und Dolomit. Im Allgäu sah Loew letztere Art in fast reinem Bestande einen sonnigen kahlen Geröllhang überziehen, dessen stark erodierte Steilböschung die Mündung des tosenden Falkenbaches in die Trettach bei 820 m umsäumt. Im Brennergebiete Tirols steigt *A. liliago* bis zu einer Höhe von 1100 m auf[4]); sonst wird seine Höhengrenze in Tirol und im Wallis bei 1400 bezw. 1800 m, die von *A. ramosus* bei 1560 bezw. 1400 m angegeben (4, S. 48f.). Beide Arten überschreiten hier also die Baumgrenze nicht.

Aus diesen Angaben erhellt der allgemeine ökologische Charakter unserer beiden *Anthericus*-Arten als xerophiler, das nordwestatlantische Feuchtigkeitsgebiet meidender, aber zugleich licht- und wärmebedürftiger Gewächse, die der arktischen Zone und ebenso der niederschlagreichen Hochalpenregion fern bleiben. Eine gewisse Nüancierung in den Ansprüchen beider Arten an Klima und Boden tritt schon in der Tatsache hervor, daß sie in ihrem geographischen Areal sich nicht vollkommen decken. So fehlt z. B. *A. liliago* in Mähren, Krain und dem österreichischen Küstenland, ohne daß ein näherer Grund dafür ersichtlich wäre. Im mediterranen Gebiet, so nach den Mitteilungen Willkomms besonders auf der iberischen Halbinsel, scheint *A. liliago* mehr lichte Waldformationen als offene Gras- und Geröllfluren zu bewohnen; er fand die Art z. B. in Eichenwäldern (von *Quercus tozza*) in der Provinz Tras os Montes, sowie in lichten Waldungen der Serrania de Cuenca in Neukastilien; an den Mergelufern des Argaflusses in Nordkatalonien bildet sie die Var. *β australe* Willk. (196, S. 109, 143, 160). In den illyrischen Ländern traf sie Beck v. Mannagetta in Schwarzföhrenbeständen (*Pinus nigra*), und *A. ramosus* an lichten Stellen von Lorbeerwäldern der Quarneroküste, in Buschwäldern, auf Bergwiesen und Voralpenmatten, sowie auf Felsgestein in Bosnien (12, S. 143, 147, 245, 257, 265, 384).

Der systematischen Verwandtschaft nach stehen sich beide *Anthericus*-Arten

---

[1]) Botan. Jahresber. Bd. 9. 1881. 2. Abt. S. 644.

[2]) Nach G. Partheil, s. Botan. Jahresber. Bd. 21, 1893. 2. Abt. S. 28.

[3]) Österr. botan. Zeitschrift. Bd. 52, 1902. S. 333—338.

[4]) J. Murr, Pflanzengeographische Studien. Allg. botan. Zeitschrift. 1906. S. 108—110.

ziemlich nahe, und die Grenzen zwischen ihnen verwischen sich noch weiter dadurch, daß *A. liliago* auch mit unterwärts ästigem Blütenstengel (var. *fallax* Zabel), und umgekehrt *A. ramosus* mit unverzweigter Blütenstandachse (var. *simplex* Klinggr.) auftreten kann. So bleiben als Unterscheidungsmerkmale für *A. liliago* nur die größere Blüte mit bogig aufsteigendem Griffel und die eiförmige spitze Kapsel, für *A. ramosus* die kleinere Blüte mit mehr gerade gestrecktem Griffel und die kugelige stumpfe Frucht übrig. Beide Arten bilden eine phylogenetische Einheit (Gesamtart *A. liliago*, 4, S. 47), deren weitere Spaltung sich erst verhältnismäßig spät vollzogen haben kann.

Die Keimung geht, im wesentlichen wie bei *Asphodelus*, nach dem 2. Monokotylentypus von Klebs vor sich (Fig. 169); das Saugorgan bleibt dauernd im Samen stecken, um später mit ihm abzusterben, das erste Laubblatt ist das erste Assimilationsorgan (185, S. 167).

Die Wuchsverhältnisse, die bei den beiden Arten keinen durchgreifenden Unterschied zeigen, sind mehrfach (87, 202, 154, 21), und auch von



Fig. 169.
Anthericus annuus.
Keimpflanze, 1 : 1.
(Nach Tschirch.)

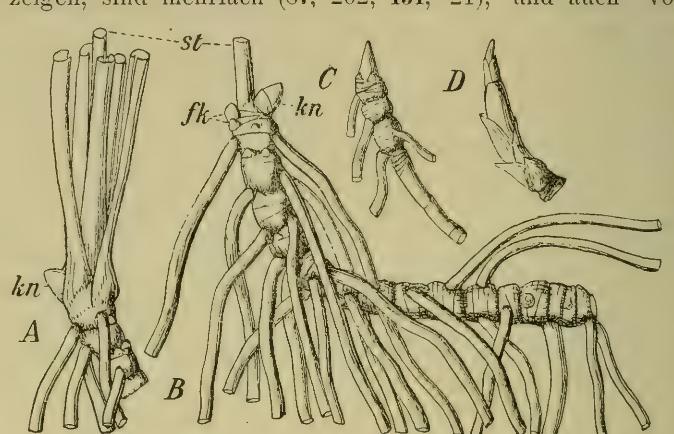


Fig. 170. *Anthericus ramosus.*
A Spitze einer Grundachse im August; B 13jährige Grundachse im August, nach Entfernung der Blätter; C 4jähriger, noch nicht blühbarer Grundachsensproß im August, nach Entfernung der Blätter, sodaß man die überwinternde Endknospe und die blattachselständigen Vermehrungknospen sieht; D Endknospe einer gleichen Grundachse wie in C, im Begriff auszuwachsen (im April). st Blüten tragende Stengel, kn Verjüngungsknospen, fk Vermehrungsknospen. 1 : 1. (Nach Raunkiär.)

Loew im Frühjahr 1906 an Exemplaren der Oberstdorfer Gegend untersucht worden. Das allgemeine Schema des Sproßaufbaues stimmt zwar mit dem von *Asphodelus* (s. S. 299) überein, aber die spezielle Wuchsart ist bei beiden trotzdem recht verschieden. Charakteristisch für die Graslilien ist die etwas knotig angeschwollene, schief aufsteigende oder fast horizontale Grundachse, deren Zuwachsstücke meist nur 2,5—3 mm, nach Raunkiär bis 5 mm lang und etwa 3 mm dick sind (Fig. 170). Am jüngsten Zuwachsstück stehen zahlreiche Faserreste, die von den Blättern der vorausgegangenen Sproßgeneration herrühren; unterwärts entspringt aus diesem Teil ein Büschel frischer Nebenwurzeln[1]). Der dem jüngst-

[1]) Bruck (21) faßt die Grundachse von *Anthericus* als Zwiebel auf und läßt die „Zwiebelscheibe“ unten in einen „wurzelstockähnlichen Teil“ auslaufen. Nach seiner Beschreibung bestehen die an einem älteren Stammteil sitzenden „Beiknospen“

gebildeten Rhizomglied aufsitzende, über den Boden tretende Lichtsproß beginnt unten mit einer Anzahl (meist 4—7) scheidenartiger und häutiger Niederblätter ohne Speicherfunktion, die ebenso wie die untersten Laubblätter früh absterben (87) und spitzenwärts an Größe etwas zunehmen. Über den Niederblättern folgen meist 6—7 schmal lineale, rinnige Laubblätter, die mit einer häutigen offenen Scheide die Achse umfassen. Der Laubsproß wächst durch eine zwischen den Blattscheiden geborgene und im Winter durch deren abgestorbene Faserreste geschützte Endknospe weiter und bedingt dadurch den monopodialen Aufbau der Grundachse, der sich in der Jugend alljährlich ein dem Längenwachstum des Sprosses entsprechendes Zuwachsstück anfügt. Nach einer mehrjährigen, vielleicht bis zu 5 Jahren beanspruchenden Erstarkungsperiode wächst endlich die Endknospe des Laubtriebes in einen blütentragenden, ebenfalls mit grundständigen Nieder- und Laubblättern besetzten Stengel aus, der nach dem Blühen und Fruchten abstirbt. Die Erneuerung des Sproßsystemes findet dann sympodial durch eine Verjüngungs-(Kraft-)Knospe statt, die in der Achsel des obersten Laubblattes schon frühzeitig angelegt wird. Außer ihr werden in den Achseln tiefer stehender Laubblätter Vermehrungsknospen gebildet, die mehrere Jahre in Ruhe verharren können und daher an älteren Zuwachsstücken der Grundachse in noch unentwickeltem Zustand aufzufinden sind (Fig. 170 B). Sie geben je nach Umständen später zu Seitenverzweigungen der Grundachse und auch zur Bildung neuer selbständig werdender Stöcke Veranlassung, wenn durch Absterben des Mutterrhizomes von hinten her seitliche mit ruhenden Vermehrungsknospen versehene Verzweigungen frei werden. Durch die aneinander gedrängten Sproßverzweigungen entsteht ein mehr oder weniger polsterförmiger Wuchs, der besonders die Bestände von *A. ramosus* auszeichnet. Die Sproßhöhe beträgt bei *A. liliago* etwa 30—60, bei *A. ramosus* meist 30—90 cm. Die Laubblätter sind 8—17 cm lang und 5—7 mm breit; Wydler gibt für sie, wie auch für die Nieder- und Hochblätter die Stellung $^3/_5$ oder $^3/_8$ an. Das erste Blatt des Erneuerungssprosses ist gegen die Achse gewendet, meist ist es ein Niederblatt, bei den obersten Sprossen hier und da auch ein langes Laubblatt, auf welches dann wieder Niederblätter folgen (202).

Von jedem Jahreszuwachsstück der Grundachse gehen 2, 3 oder noch mehr senkrecht oder schräg nach unten absteigende, etwa 2 mm dicke und bis zu 10 cm lange, fleischige und nur schwach verästelte Nebenwurzeln aus, von denen die jüngsten, am vordersten Rhizomteil hervortretenden glatt und prall aussehen, während die der nächstälteren Rhizomglieder bereits deutlich quergerunzelt, aber ebenfalls noch lebensfähig erscheinen; die am hintersten Rhizomende stehenden, oft sehr langen und wagerecht hinstreichenden Wurzeln sind nach ihrem Aussehen und nach der Beschaffenheit ihrer sich ablösenden Außenschichten im Absterben begriffen. Hiernach kann man die Lebensdauer einer Wurzel auf mindestens 3 Jahre schätzen. Die scharf ausgesprochene Querrunzelung läßt auf eine starke Kontraktion der Wurzeln schließen und macht ihre Funktion als Zugwurzeln im Sinne Rimbachs (149) wahrscheinlich.

Der anatomische Bau der vegetativen Organe zeigt (nach **154**) folgende

---

aus 7—8 scheidigen Schuppen und einem Knöspchen, das 8 längere Schuppen und in der Achsel der achten 3 kleine Protuberanzen aufweist. Offenbar meint er damit dasselbe, was oben als Vermehrungssproß mit Endknospe bezeichnet ist. Jedenfalls irrtümlich ist seine Angabe, nach der der diesjährige Blütenstengel aus der Achsel des 4. Laubblattes entspringen soll; auch ist die Auffassung der „Schüppchen“ als Zwiebelschuppen unberechtigt, da sie keine Speicherorgane darstellen, sondern bald absterben.

Eigentümlichkeiten. In der Grundachse (Fig. 171), die in ihren Parenchymzellen weder Stärke noch andere geformte Reservestoffe, wohl aber Zucker enthält und nach Konservierung in Spiritus große sphärokristallinische Massen aufweist, bilden abwechselnde Lagen von Kork und verholztem Parenchym die äußeren Schutzschichten; tiefer liegt die parenchymatische, ziemlich dickwandige, aber nicht verholzte Innenrinde, in der einzelne sehr dünne Gefäßbündel eingebettet sind. Eine Endodermis mit verdickten Seiten- und Innenwänden ist deutlich entwickelt. In dem darunter liegenden Zentralzylinder verlaufen zahlreiche zerstreute Gefäßbündel; die inneren sind dicker mit peripherischem Holzteil, die äußeren dünner und teils konzentrisch teils kollateral gebaut. Am Ansatz des Wurzel-Bündelnetzes kompliziert sich die Struktur der Grundachse. Die dicken mehrjährigen Wurzeln zeigen einen vielstrahligen Zentralzylinder mit bis zu 21 Strängen; ihre 3—4 äußersten Zellagen bilden eine etwas verholzende Außenrinde, deren innere Schichten schließlich sehr dickwandig werden und zuletzt

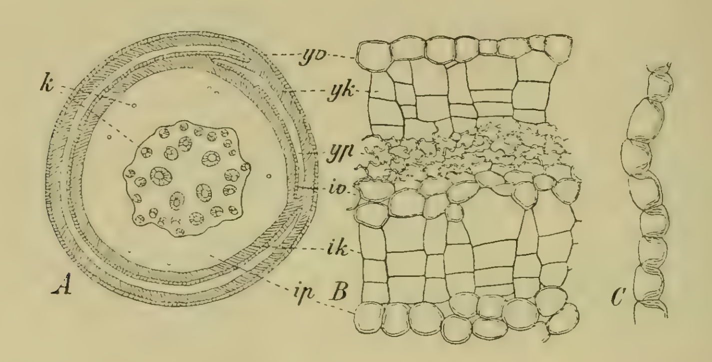


Fig. 171. *Anthericus ramosus.*
A Querschnitt durch die Grundachse, 15 : 1; B Querschnitt durch die Außenrinde derselben, 95 : 1; k Gefäßbündel, ip Innenrinde, yv Parenchymzellen mit verholzter Wand, yk Korklage, yp Gürtel von stark zusammengedrücktem, nicht verholztem Parenchym, iv 1—3 Schichten von verholzten Parenchymzellen, ik Korklage. C Querschnitt durch die Endodermis der Grundachse; 165 : 1. (Nach Raunkiär.)

an die Stelle der absterbenden Außenschicht treten. Loew fand den Bau der Wurzeln während ihres konktraktionsfähigen Zustandes innerhalb der Rinde durchweg zartwandig und ganz frei von festen Reservestoffen; die Zellen waren nur von einem gleichmäßigen, in Alkohol feinkörnig erscheinenden Plasmainhalt erfüllt. Raunkiär bezeichnet sowohl das Rhizom als die Wurzeln als Speicherorgane, und damit dürfte sich die Auffassung der jugendlichen Wurzeln als Zugwurzeln sehr wohl vereinbaren lassen, wenn die Ablagerung der Reservestoffe erst in einem späteren Stadium erfolgt. Im blühbaren Stengel liegt ein mechanischer Ring; außerhalb desselben befindet sich außer den im inneren Grundgewebe verlaufenden dickeren Gefäßbündeln noch ein Kreis dünnerer Bündel, die sich nebst dem Assimilationsgewebe an den mechanischen Ring anlehnen. Die Epidermis der Blätter wird von einer feinkörnigen Wachsschicht überzogen, dadaß sie vom Wasser schwer benetzbar sind; die Spaltöffnungen sind auf beide Blattseiten annähernd gleich verteilt und besonders an der Oberseite durch Emporwölbung der benachbarten Epidermiszellen etwas eingesenkt; letztere strecken sich stark in die Länge und grenzen mit geraden Seitenwandungen aneinander. Unter dem Assimilationsgewebe liegt ein

aus chlorophyllfreien Zellen gebildetes Wassergewebe, welches P. Magnus[1]) mit ähnlichen Vorkommen in den Blättern von *Aloë*- und *Allium*-Arten vergleicht und worin er eine deutliche Anpassung an die Trockenheit des Standortes erblickt, an dem solche Pflanzen leben. Auch sonst ergibt sich aus dem Bau der Blätter ihre xerophile Ausrüstung, welche die Pflanzen befähigt, in wasserarmem Geröll wurzelnd heißen Sonnenbrand ohne Schaden auszuhalten (**36**, S. 82); Schleichert hat diesen bei *Anthericus* und andern Xerophyten z. B. auf den Muschelkalkbergen in der Umgebung von Jena hervortretenden Beziehungen eine kleine Studie gewidmet[2]).

Blütenverhältnisse. Die Blütenstandachse ist mit häutigen, in eine pfriemenförmige Spitze verlängerten Hochblättern besetzt, aus deren Achseln die gegliederten, aufrecht abstehenden Stiele der Einzelblüten entspringen; es kann ein seitliches, bald links, bald rechts stehendes Vorblatt auftreten, welches keine Beziehung zur Gliederung des Blütenstiels zeigt und oft ganz unterdrückt wird; die Seitentrauben (von *A. ramosus*) beginnen mit einem der Mutterachse adossierten, nicht selten in zwei Stücke zerspaltenen basilären Vorblatt und sind bald hinten- bald vornumläufig (**202**). Die Einzelblüten besitzen 6 getrennte, bei *A. liliago* (Fig. 172) bis 3 cm lange, bei *A. ramosus* kürzere schneeweiße Perigonblätter, die sich zur Zeit der Vollblüte sternförmig ausbreiten. Ausnahmsweise kommen bei *A. liliago* 4- und 5zählige Blüten vor[3]). Die 6 der Blütenachse eingefügten Staubblätter die bei *A. ramosus* fast die Länge des Perigons erreichen, bei *A. liliago* aber von diesem überragt werden, haben weiße Filamente und am Rücken in einem Grübchen befestigte rotgelbe Antheren. Die Pollenkörner haben nach Fischer (**45**, S. 30), wie bei fast allen *Liliaceen*, eine Falte und eine rundmaschig-netzige Zeichnung; Warnstorf (**208**, S. 58) beschreibt sie als auffallend groß (87 μ lang und 36 μ breit), netzig-warzig und brotförmig; nach Lidforss (**111**, S. 15) sind sie gegen Benetzung empfindlich und zerplatzen im Wasser. Der fadenförmige, bei *A. liliago* schwach aufwärts gebogene, bei *A. ramosus* mehr gerade vorgestreckte Griffel überragt mit seiner kopfförmigen papillösen Narbe die Antheren. Der grüne Fruchtknoten enthält in den Scheidewänden 3 Septaldrüsen, denen 3 Nektarrinnen an der Außenseite des Fruchtknotens entsprechen (**164**, S. 6 und **36**). Die Epidermis der Perigonblätter führt auf beiden Seiten Spaltöffnungen, das Mesophyll wird von 3 Gefäßbündeln durchzogen, seine Zellen zeichnen sich durch Reichtum an Plasma und mäßigen Glukosegehalt aus, während Stärke fehlt (**121**).


Fig. 172. *Anthericus liliago.* Blüte nach Entfernung von 2 Perigonblättern. 3 : 2. (Orig. K.)

Die Bestäubungseinrichtung wurde mehrfach beschrieben (**174**, **142**, **143** II, **95**, **208**). Nach Hansgirg (**62**, S. 165) sind die Blüten Eintagsblumen, und schon Linné hat angegeben, daß sich bei Upsala die Blüten von *A. ramosus* morgens öffnen und um 7 Uhr nachm. wieder schließen. An derselben Art

[1]) Abhandl. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. 18. 1876. S. 90—94.

[2]) Naturwiss. Wochenschr. Bd. 15. 1900. S. 445—450.

[3]) Vgl. O. Penzig, Pflanzen-Teratologie. Bd. 2. 1894. S. 406.

beobachtete Kerner (Manuskr.), daß sich an jedem Tage in der Regel nur eine Blüte an jedem Zweige öffnet und daß das Aufblühen in aufsteigender Reihenfolge vor sich geht. In der Blühphase unterscheiden sich die beiden Arten insofern als *A. ramosus* später (bei Wien etwa um 20 Tage) zum Blühen kommt wie *A. liliago*, nämlich durchschnittlich am 25. Juni (**49**). Die Blüten von *A. ramosus* fand Warnstorf protogynisch, während die übrigen Beobachter sie als homogam bezeichnen. Der Nektar ist an den äußeren Rinnen des Fruchtknotens den Insekten leicht zugänglich; bereits Sprengel beschrieb das Hervortreten von 3 kleinen Nektartröpfchen am oberen Teile des Fruchtknotens; doch kann der Nektar auch in den Außenrinnen herablaufen und sich im innern Winkel zwischen Fruchtknoten und benachbartem Filament ansammeln (164). Griffel und Staubblätter dienen den heranfliegenden Besuchern als Anflugstangen und stellen sich derart in die Mitte des Blüteneinganges, daß sie von einfahrenden Insekten berührt werden müssen; da die Narbe über die Antheren vorragt, so ist Kreuzung hierbei gesichert. H. Müller beobachtete an den Blüten von *A. ramosus* die Honigbiene, eine Schwebfliege (*Merodon*) und fünf Falterarten als erfolgreiche Besucher; die Schmetterlinge berührten in der Regel die Bestäubungsorgane nicht mit dem Rüssel, sondern übertrugen den Pollen in der Weise, daß sie sich beim Saugen auf eine Nachbarblüte setzten und dabei mit der Unterseite des Leibes erst die Narbe, dann die Antheren berührten. Da der Nektar ganz frei liegt, kann er auch von Käfern und Ameisen, kleineren *Apiden* und Grabwespen ausgebeutet werden. Ricca (**156**) und Pandiani (130) geben Bienen als Bestäuber an. Gegen die Benetzung der Nektartropfen bei Regenwetter vermögen sich die Blüten von *A. ramosus* dadurch in sehr einfacher Weise zu schützen, daß die mit Regentropfen belastete Blüte sich nach abwärts richtet und nun das Perigon zum schützenden Dache wird. Hansgirg (**63**, S. 35) erwähnt nur schwache ombrophobe Krümmungen, während diese bei der ungeschützten Lage des Nektars und der Empfindlichkeit des Pollens gegen Regen gerade sehr energisch sein müßten, wenn sie von Nutzen sein sollten. Als bestes Schutzmittel erscheint in diesem Fall die kurze Dauer der Blüten. Autogamie ist an abwärts gerichteten Blüten oder durch Einwirkung des Regens möglich, der zwar nach Sprengel Staubblätter und Griffel gleichsam aneinander klebt, aber zugleich den Pollen mehr oder weniger schädigt; auch ist Selbstbestäubung durch kleine ankriechende Besucher nicht ausgeschlossen.

Die Blüteneinrichtung von *A. liliago* weicht, abgesehen von der erwähnten bedeutenderen Größe des Perigons und der Krümmung des Griffels, nicht wesentlich von der bei *A. ramosus* ab.



Fig. 173.
Anthericus ramosus.
Aufgesprungene Kapsel mit Samen, 4 : 1.
(Orig. K.)

Nach dem Abblühen verlieren die Perigonblätter schnell ihren Glanz, werden durchsichtig und bilden schlaffe, von Feuchtigkeit triefende Anhängsel, um später als eingetrocknete Häutchen die junge Frucht schützend zu umhüllen (121, S. 55). Die Fruchtstiele führen die gleichen karpotropischen Bewegungen aus wie bei *Asphodelus* (**62**). Die Früchte entwickeln sich zu Kapseln, die beim Austrocknen lederartig werden und sich an den 3 Fächern öffnen; die Form der Kapsel ist bei *A. liliago* eiförmig, bei *A. ramosus* (Fig. 173) mehr kugelig. Nach Trécul[1]) sind sowohl die Medianstränge der Karpelle als die Plazentarstränge verzweigt, und diese Verzweigungen bilden in der Fruchtknotenwand Queranastomosen

[1]) A. Trécul. De la théorie carpellaire d'après des Liliacées et des Melanthiacées. Comptes rendus Ac. d. sc. Paris. T. 79, 1874.

während bei *Asphodelus* die Seitenstränge nur von den medianen Bündeln abgehen und gegen die Plazentarstränge hin verlaufen; dieser Unterschied ist aber ökologisch kaum von Belang. Die in den Fruchtfächern der *Anthericus*-Kapseln zu 4—6 entwickelten kantigen Samen besitzen eine schwarze Testa von mattem feinkörnigem Ansehen, in der eine als Schutzhülle dienende Stäbchenschicht, ähnlich wie bei vielen *Caryophyllaceen*, liegt (135); eine solche Schicht fehlt den Samen von *Colchicum*, *Veratrum* und andern *Liliaceen*. Im Endosperm werden die stark verdickten Zellwände von Tüpfelkanälen durchzogen.

10. Gattung. **Hemerocallis L. Taglilie.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

16. Hemerocallis flava L. 17. H. fulva L.

Der systematischen Verwandtschaft nach gehört *Hemerocallis* zu einer den vorangehenden ferner stehenden Gruppe der *Asphodeloideen*, die durch halbunterständige Fruchtknoten und starke Sympetalie ausgezeichnet ist. Die Gattung hat ihr Entwicklungszentrum in Ostasien, besonders in Japan und China; für letzteres Land werden z. B. von Forbes und Hemsley[1]) 5 *Hemerocallis*-Arten, darunter auch die beiden oben genannten, als einheimisch angegeben. Beide sind kräftige, bis 1 m hohe Rhizompflanzen mit einer Rosette grasartiger, zweizeilig gestellter Laubblätter und verzweigter schraubelartiger Infloreszenz, die sehr große trichterförmige Blüten von hellgelber oder gelbrötlicher Farbe trägt.

Das Indigenat von *H. flava* und *H. fulva* ist für viele Stellen unsres Gebietes zweifelhaft, da beide schon seit älterer Zeit als Zierpflanzen gezogen werden und bisweilen verwildern; doch haben sie sich an einer Reihe von Standorten vollkommen eingebürgert. *H. flava* wächst auf Gebirgswiesen und in Wiesensteppen Sibiriens wild, und ebenso auf Gebirgswiesen Japans, zu deren Charakterpflanzen die *Hemerocallis*-Arten gehören. Der östliche Himalaya beherbergt *H. fulva*, und der Reichtum, in welchem sich in China und Japan Neben- und Unterformen unsrer Arten vorfinden, spricht für den ostasiatischen Ursprung dieses ganzen Verwandtschaftskreises, von dem nur einzelne peripherische Ausstrahlungen bis in das europäische Gebiet erst in jüngerer Zeit gelangt zu sein scheinen, wenn sie hier überhaupt als einheimisch und nicht bloß als eingebürgert gelten dürfen. Beide Arten erscheinen an ihren Standorten, abgesehen von Stellen, wo sie unzweifelhaft als eingeführt gelten müssen, als Gebirgsbewohner, steigen aber auch gern in Niederungsgebiete hinab. In der Regel siedeln sie sich dabei truppweise auf Grasformationen an, mit dem Unterschied, daß *H. flava* etwas mehr hygrophile, *H. fulva* xerophile Neigungen zu entwickeln scheint. Das Wohngebiet der ersteren Art liegt vorzugsweise in den südlichen Alpenländern Wallis, Südtirol, wo sie bis 660 m aufsteigt, Venetien, Kärnten, Untersteiermark, Krain, in Kroatien und im südwestlichen Ungarn (4); die Standorte bei Bregenz, München und in Böhmen sind dagegen zweifelhaft. *H. fulva* wird für die Provence, das Wallis, Tessin, Salzburg, Ober- und Niederösterreich, Südtirol, Kärnten, Krain und das österreichische Küstenland angegeben; sie scheint sich noch leichter als die andre Art einzubürgern, was vielleicht mit ihren Wuchsverhältnissen zusammenhängt. So wird sie z. B. für den Kanton Zürich an etwa 10 Standorten angegeben, wo sie sich als Adventivpflanze seit Jahren behauptet hat, während ein einziger Standort von *H. flava* ganz unsicher ist (123). Wie leicht die Taglilien sich ausbreiten, läßt sich aus ihrem Verhalten in Nordamerika deutlich erkennen, wo *H. fulva* auf Wiesen und an Fluß-

[1]) Katalog etc. S. 115.

ufern von New-Brunswick und Ontario bis Virginien und Tenessee verbreitet ist, und auch *H. flava* gelegentlich in der Nähe alter Gärten gefunden wird[1]). Ihr Indigenat in der neuen Welt ist eben so zweifelhaft wie für Europa.

Die Keimung erfolgt bei *H. fulva*, wo sie von Th. Holm (90) an nordamerikanischen Exemplaren beobachtet wurde, wie bei zahlreichen andern *Liliaceen* nach dem 1. Monokotylen-Typus von Klebs. Die Hauptwurzel wächst zuerst kräftig hervor, der Kotyledon bleibt mit dem einen Ende im Samen stecken, während das andere Ende hervortritt und aus seiner verhältnismäßig kurzen Scheide die ersten assimilierenden Laubblätter über die Erde schiebt. Die stark verlängerte Hauptwurzel läßt frühzeitig Querrunzeln als Ausdruck einer stattgehabten starken Kontraktion erkennen, durch welche die junge Keimpflanze tiefer in den Erdboden hinabgezogen wurde. Ziemlich frühzeitig entwickelt sich aus der Basis des Hypokotyls eine erste Nebenwurzel, die nach dem Absterben der Kotyledonarscheide gegen die Spitze zu spindelförmig anschwillt und dadurch zum ersten Speicherorgan der erstarkenden jungen Pflanze sich umbildet. Daß hier schon am Ende der ersten Lebensperiode der Keimpflanze ein solches Speicherorgan ausgebildet wird, ist ein Beweis für dessen ökologische Wichtigkeit bei *Hemerocallis* und verwandten Pflanzen mit Speicherwurzeln.

Was die Wuchsverhältnisse der erwachsenen blühbaren Pflanze anlangt (87, S. 86; 202, S. 108—111), so besitzen beide Arten eine kurze, stark gestauchte und senkrecht gestellte Grundachse, aus der sich ein Lichtsproß mit bodenständiger Laubrosette und terminalem Blütenschaft entwickelt. Die Verjüngungsknospe steht in der Achsel des obersten Laubblattes und beginnt mit einem adossierten zweikieligen Vorblatt, das entweder laubartig werden oder auf der Stufe eines Niederblattes verharren kann und mit seiner Basis die dicht zusammenschließenden Blätter der Knospe umfaßt. Außerdem bildet sich in der Achsel des vorletzten Laubblattes eine Vermehrungsknospe (Ersatzknospe), die aber zur Blütezeit noch sehr klein ist. Bei *H. flava* zeigt sich die Verjüngungsknospe schon zur Blütezeit des Muttersprosses mehr oder weniger gefördert und hat dann bereits eine Anzahl von Laubblättern ausgetrieben — ein Umstand, der die terminale Stellung des Blütenschaftes etwas undeutlich macht. In andern Fällen bleibt aber der Verjüngungssproß bis zum Herbst im Ruhezustand. Sein Hervortreten aus der Erde als Lichtsproß geschieht (5, S. 47) im Spätherbst in folgender Weise. Die ersten Blätter (Fig. 174) sind an der Spitze säbelförmig gekrümmt, längs der Mitte zusammengefaltet und infolge dessen zweischneidig; auch der untere Teil des Blattes, der ein folgendes Blatt einschließt, wird mit diesem zusammen zweischneidig. Die von den beiden zusammengelegten Rändern des Blattes gebildete Spitze zeigt sich wegen ihres engen Aufeinanderliegens fast als kompakter Körper, und da sie zugleich knorpelig ist, wird sie in ganz augenscheinlicher Weise dazu befähigt, dem festen Erdboden in mechanisch wirksamer Form Widerstand zu leisten und der Knospe den Durchtritt zu ermöglichen. Die Verjüngung von *H. fulva* erfolgt in gleicher Weise sympodial wie bei *H. flava*, jedoch treten aus den Achseln tiefer stehender, bald absterbender Laubblätter Ausläufer (Vermehrungssprosse) mit schuppenförmigen, zweizeilig gestellten Niederblättern auf, die zur Zeit der Blüte des Mutterstockes schon einige cm lang sind und Wanderrhizome zum Zweck einer schnellen Ausbreitung der Pflanze herstellen. Vielleicht können solche auch bei *H. flava* unter gewissen Umständen gebildet werden.

Die der Grundachse angehörigen Wurzelfasern sind bei *H. fulva* entweder zylindrisch und teils glatt, teils runzelig, oder sie haben eine knollig verdickte

[1]) Britton and Brown. Illustrated Flora of the Northern United States etc. Vol. I, 1896, S. 411.

Form; danach muß man Haft-, Zug- und Speicherwurzeln unterscheiden (149, S. 34). Die Tätigkeit der Zugwurzeln ist hier bei einer Pflanze mit wenig entwickelter, senkrecht gestellter Grundachse, aus deren Kopf jedesmal neben dem Blütenschaft die Verjüngungsknospe hervorgeht, von ganz besonderer ökologischer Bedeutung, da ohne ihre Beihilfe die Verjüngungsknospen immer höher hinaufrücken und bald über den Boden gelangen müßten. Dies erklärt auch das auffallend frühe Erscheinen der Zugwurzeln an der Keimpflanze.

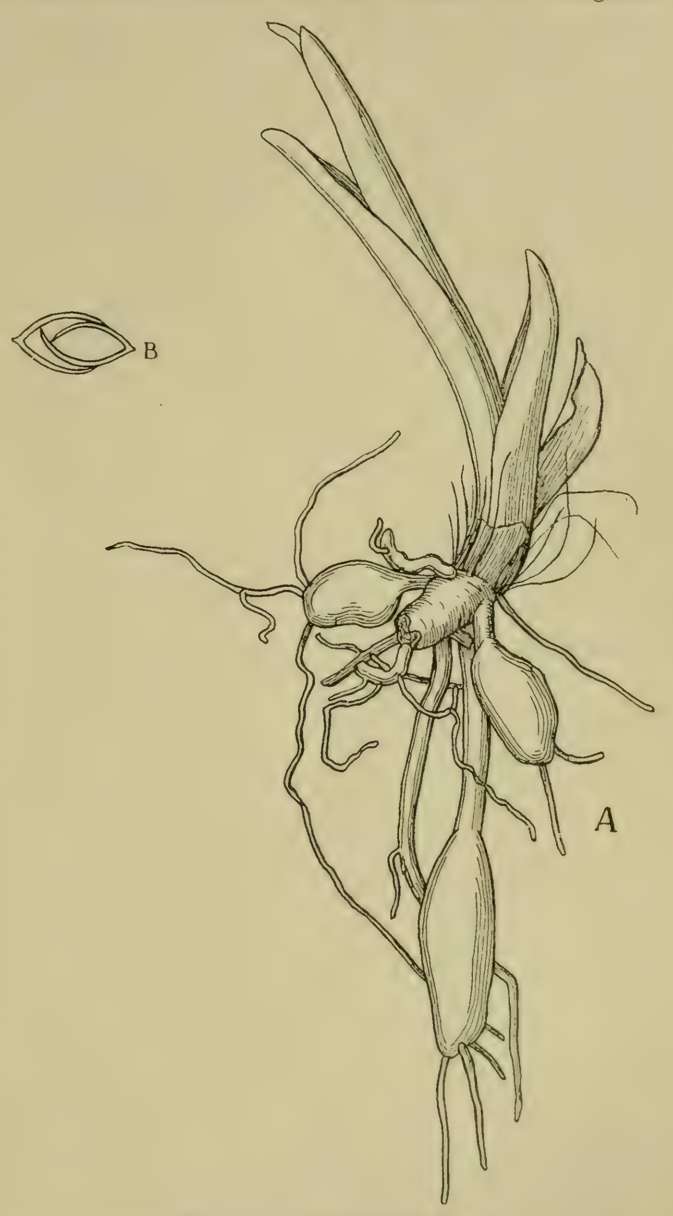


Fig. 174. *Hemerocallis flava.*
A Eben über den Boden getretener Lichtsproß mit Grundachsen-Ende, Nähr- und Speicherwurzeln; 1 : 1. B Querschnitt durch die beiden obersten, ineinander gefalteten Blätter des Lichtsprosses; 4 : 1. (Orig. H. Astheimer.)

A n a t o m i s c h e r B a u d e r V e g e t a t i o n s o r g a n e. Im Stengel besteht das mechanische System aus einem einfachen Hohlzylinder von Sklerenchym, während die Gefäßbündel ohne Sklerenchymbelag bleiben (173, S. 75). Die linealen, etwa 40—60 cm langen, 1,5—3 cm breiten, rinnig gekielten Blätter werden im Innern durch längs verlaufende Gewebeplatten gefächert, in die auch die Gefäßbündel eingefügt sind (32, S. 424); es macht sich hier also ein ähnliches Bedürfnis nach Ausdehnung der Durchlüftungsräume geltend, wie in den Blättern vieler Wasser- und Sumpfbewohner. Die Epidermiszellen der Ober- und Unterseite bleiben zartwandig und sind oberseits höher als unten; der Spaltöffnungsapparat zeichnet sich durch starke Verdickung an der Rückenwand der Schließzellen aus, wobei nur ein schmaler, dem Blattinnern zugekehrter Streifen als

Hautgelenk unverdickt ist. An die obere Epidermis schließen sich die zartwandigen Parenchymscheiden im Umkreis der einzelnen Gefäßbündel unmittelbar an, wodurch zwischen ihnen und der ebenfalls wasserspeichernden Epidermis eine unmittelbare Kommunikation erreicht wird. Die Palissadenzellen des Assimilationsgewebes sind längs gestreckt und stehen nicht mit einem Ableitungsgewebe gewöhnlicher Art in Verbindung (168, S. 297, 318, 326, 339). Von Inhaltsbestandteilen des Blattparenchyms fällt vor allem der reichliche Schleimgehalt auf, der sich schon beim bloßen Anschneiden der Blätter zeigt und eine von Molisch[1]) aufgefundene, nicht näher bekannte kristallisierbare Substanz enthält. Auch Gerbstoff läßt sich in zerstreuten Zellen des Grundgewebes nachweisen (168, S. 344).

Der Inhalt der Speicherwurzeln (149, S. 24, 26) besteht vorwiegend aus löslichen Reservestoffen; in ihrem ausgepreßten Saft wurden 17,64 % Dextrose gefunden. Doch fehlen Stärkekörner in den Wurzeln nicht völlig, sondern wurden (125, S. 80) als Statolithenstärke in der Columella der Wurzelhaube von *H. fulva* nachgewiesen.

In der Ausbildung eines reichlichen Wasser- und Schleimgewebes, das die Blätter von *Hemerocallis* ebenso wie die vieler verwandten *Liliaceen* auszeichnet, prägt sich das Bedürfnis nach ausgiebigem Transpirationsschutz aus. Nach Einwanderung der Reservestoffe in die Speicherorgane sterben die Blätter ab, und nur jene Organe nebst den in oder auf ihnen geborgenen Erneuerungsknospen bleiben während des Vegetationsstillstandes zur Zeit der sommerlichen Trockenperiode zurück. Hinsichtlich der Ablagerung vorwiegend löslicher Reservestoffe und der dadurch ermöglichten schnellen Ableitung der Assimilate aus den Blättern und in die sich entwickelnden jungen Organe schließen sich die Taglilien an eine Reihe von *Allium*-Arten an, bei denen uns diese Organisationsverhältnisse in höchster Ausprägung entgegentreten und die wir daher als den Allium-Typus der Speichereinrichtungen bezeichnen.

Blütenverhältnisse. Der Schaft von *H. flava* trägt in der Regel 3, selten 4 Blütenzweige, von denen der unterste der längste und „oft eine Strecke weit am Schaft hinaufgewachsen ist und so sein Tragblatt tiefer zurückläßt“ (202, S. 208). Meist besitzt er 2 seitenständige Vorblätter mit einer Mittelblüte, deren unpaarer äußerer Perigonteil nach vorn, selten nach hinten fällt. Aus der Achsel jedes Vorblattes entspringt eine einfache Schraubel, die zur gegenüberstehenden gegenläufig ist. Die beiden höheren Blütenzweige sind stets einfache, gewöhnlich gleichläufige Schraubeln. Die Tragblätter der Blütenzweige scheinen meist nach $^1/_3$, selten nach $^1/_2$ geordnet zu sein und kommen durch Verschiebung nicht selten aus ihrer ursprünglichen Lage. Die Entfaltungsfolge an den Blütenzweigen ist im allgemeinen aufsteigend, doch öffnet sich in der Regel die (wirkliche oder scheinbare) erste Blüte des zweiten Zweiges vor allen übrigen; „man möchte sie daher für die Gipfelblüte des Stengels halten“. Die Blüten entspringen aus der Achsel eines hochblattartigen Vorblattes, das oft an seinem Zweig hinaufgerückt erscheint.

Bei *H. fulva* sind meist 2—3 Blütenzweige vorhanden, deren Tragblätter ebenfalls nach $^1/_3$ oder $^1/_2$ stehen. Der unterste bildet, wenn ihrer 3 da sind, eine Doppelschraubel mit gegenwendigen Zweigen und trägt dann 2 seitliche Vorblätter. Sind nur 2 Blütenzweige entwickelt, so wächst der untere am Stengel hinauf, wobei das Tragblatt tiefer zurückbleibt; er bildet dann mit dem obersten Zweig eine unechte Gabel. Jeder dieser Seitenzweige verästelt sich weiter schraubelförmig mit bis 12blütigen Schraubeln, die unter sich gleichläufig

[1]) H. Molisch. Studien über den Milchsaft und den Schleimsaft der Pflanzen. Jena 1901.

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Von

DR. O. VON KIRCHNER
Professor der Botanik an der landw. Hochschule
Hohenheim.

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der eidgen. technischen Hochschule
Zürich.

Lieferung 16.

Band I, 3, Abteilung, Bogen 21—26: Liliaceae.

Mit 268 Einzelabbildungen in 51 Figuren.

STUTTGART 1912.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Subskriptionspreis Mk. 3.60. Einzelpreis Mk. 5.—.

sind. Die Entfaltung der Blütenzweige ist aufsteigend, jedoch entwickelt sich auch hier eine anscheinend meist dem zweiten Zweig angehörige Blüte vor allen übrigen. Eichler (50) hält übrigens die hier nach Wydler (202) gegebene Darstellung nicht für einwandfrei.

An den Blütenknospen ist eine schon mit bloßem Auge wahrnehmbare, an die sog. Wasserkelche mancher Tropenpflanzen erinnernde Verschlußeinrichtung vorhanden, die durch ineinander greifende Haarbüschel und Zellzapfen an der Spitze der Blütenhüllblätter gebildet wird; daneben kommen charakteristische Zellennähte vor (111). Im ersten Knospenzustand sind die Blüten grade nach oben gerichtet, einige Zeit später neigt sich die Knospe infolge einer Krümmung ihres kurzen Stieles derart, daß sie einen Winkel von etwa 40—60° mit der Senkrechten bildet, wobei sie sich zugleich entfaltet; auch die Perigonröhre führt kurz vor dem Aufblühen in ihrem hinteren Teil eine Krümmung aus. Die Biegung des Blütenstieles wird durch die einseitige Wirkung der Schwerkraft bedingt, eine vorhandene Krümmung aber nach Aufhebung dieses einseitigen Einflusses nicht durch Rektipetalität wieder ausgeglichen (193). Antagonistische Gewebespannungen im Perigon von *Hemerocallis* beobachtete J. Dufour[1]); A. Kraetzer[2]) verfolgte die Wachstumszunahme an verschiedenen Teilen der Blütenhülle. Für *H. fulva* werden von Sprengel und Kerner Eintagsblumen angegeben, die sich morgens öffnen und abends wieder schließen; Hansgirg (62, S. 165) bezeichnet beide Arten als ephemer. Bei *H. flava* öffnen sich nach Kerner (23, S. 193) die Blüten im Sommer nur für einen Tag, im September dauert die Anthese bereits 2 Tage, und im Oktober bleiben die Blüten sogar 3—4 Tage geöffnet, ohne sich zu schließen. Da Kerner an einer andern Stelle (96, I. S. 194) die Dauer der Anthese bei *H. flava* auf 6 Tage angibt, so bedürfen diese Daten einer Revision.



Fig. 175. *Hemerocallis flava.* Blüte nach Entfernung der vorderen Hälfte des Perigons. Natürl. Gr. (Orig. K.)

Die erwachsenen Blüten (Fig. 175 u. 176) zeigen eine ausgesprochene Zygomorphie, wobei die stets senkrecht stehende Symmetrieebene oben bald einen äußeren, bald einen inneren Perigonabschnitt oder auch eine Lücke zwischen zwei benachbarten Zipfeln treffen kann. Die rechts und links stehenden Abschnitte schlagen sich aufwärts und krümmen sich zugleich epinastisch nach außen; das obere Blatt krümmt sich, wenn es von der Symmetrieebene getroffen

[1]) J. Dufour, Etudes d'anatomie et de physiologie végétales. Diss. Lausanne 1882.

[2]) A. Kraetzer, Über das Längenwachstum der Blumenblätter und Früchte. Diss. Würzburg 1900.

wird, stark nach rückwärts, während das unterste sich nur wenig zurückbiegt. Hierzu treten Krümmungen der Staubblätter und des langen dünnen Griffels. Die beiden oberen Staubblätter biegen sich in ihrem oberen Basalteil nach unten und außen, an ihrer Spitze aber wieder nach oben; ähnlich, nur weniger nach außen gerichtet, sind die Krümmungen der folgenden 2 Filamente, die 2 untersten endlich sind am Grunde nur wenig abwärts, im vorderen Teil aber gleich den übrigen emporgerichtet. An dieser einseitigen Aufwärtskrümmung des Andröceums nimmt bei *H. flava* auch das obere, die Narbe weit von den Antheren entfernende Griffelende teil. Nach Heineck [1]) unterbleibt die beschriebene Krümmung der Geschlechtsorgane an solchen Blüten, die man vom Knospen-



Fig. 176. *Hemerocallis fulva.* Blüte nach Entfernung der vorderen Hälfte des Perigones; zwei ganze und zwei halbe Perigonzipfel sind weggeschnitten. Natürl. Gr. (Orig. H. Astheimer.)

Fig. 177. *Hemerocallis flava.* Mündungsstelle eines inneren Septalnektariums *i*; 64 : 1. (Nach Schniewind-Thies.)

zustande an in einer senkrechten Lage befestigt. Vöchting (193) konnte durch Drehung von Blütenständen mit entwicklungsfähigen Knospen am Klinostaten vollkommen regelmäßige Blüten zur Entfaltung bringen. So wichtig dieser Versuch für die Erklärung der Zygomorphie durch Schwerkraftreiz ist, so läßt er doch die offenkundigen Beziehungen unberührt, die zwischen der Zygomorphie der Blüte und der Tätigkeit ihrer Bestäuber bestehen.

[1]) O. Heineck, Experimentelle Beiträge z. pflanzenpsychologischen Hypothese. Zeitschrift für den Ausbau der Entwicklungslehre. Bd. 2, 1908. H. 8/9.

Das Perigon ist bei *Hemerocallis* so mit dem Basalteil des Fruchtknotens verwachsen, daß er teilweise unterständig wird. Die Septalnektarien (Fig. 177) sind nur in dem Basalteil ausgebildet, ähnlich wie bei den *Bromeliaceen* gewunden und verzweigt, und reichen bis dahin nach aufwärts, wo Fruchtknoten und Perigon sich voneinander trennen; hier münden sie mit offnen Spalten nach außen (164). Der hier sehr reichlich ausgeschiedne Nektar steigt in der Perigonröhre bis zur Einfügungsstelle der Staubblätter empor. Oberwärts setzt sich der Fruchtknoten in einen hohlen Griffel fort, der am Ende eine kurze dreilappige Narbe trägt. Die Narbenpapillen sind zylindrisch mit kopfigen Enden (13) und sondern den Narbenschleim unterhalb der Kutikula ab, die dadurch allmählich abgehoben wird[1]). Die Pollenzellen, deren Entwicklungsgeschichte mehrfach untersucht worden ist, erreichen eine durchschnittliche Größe von 58,7 μ [2]). Im trocknen Zustande haben sie (bei *H. fulva*) ungefähr die Gestalt einer Kaffeebohne und sind mit einer einseitigen Falte versehen; im Wasser wird ihre Exine an der eingefalteten Stelle gesprengt, sodaß die hier stark verdickte Intine hervortritt[3]). Letztere zeichnet sich durch reichlichen Pektingehalt aus. Auf der braunen Außenhaut tritt ein mäandriches Netz von Wellenlinien hervor. Dem Pollen sind zahlreiche orangerote Öltropfen beigemengt, welche seine Farbe und Klebrigkeit bedingen.

Die gelben Blüten von *H. flava* besitzen, wie schon Sprengel (**171**, S. 202) hervorhebt, einen angenehmen orangenähnlichen Duft, aber kein Saftmal, wogegen das innen gelbrote Perigon von *H. fulva* geruchlos ist, dafür aber ein Saftmal entwickelt, das in Form eines sechsstrahligen hellen Sternes den Schlundeingang umgibt. Bei *H. flava* (Fig. 175) ist die Perigonröhre etwas länger, die Perigonabschnitte sind schmäler, am Rande flach und werden von unverzweigten Längsnerven durchzogen. Die Blüten von *H. fulva* (Fig. 176) neigen weniger nach abwärts, ihre Perigonröhre ist kürzer, die Abschnitte sind breiter, am Rande wellig gebogen und dort mit einem queraderigen Nervennetz. Der Farbstoff der Blüten ist wie bei *Asphodeline lutea* an spindelförmige zwei- oder mehrspitzige Chromoplasten gebunden, die aus Chloroplasten hervorgehen und bei den Arten mit hell schwefelgelben Blüten zarter und kleiner sind[4]).

Hinsichtlich der Bestäubungseinrichtung folgert Sprengel (a. a. O.) aus der einseitigen Aufwärtskrümmung der Geschlechtsorgane sowie aus der Stellung der Antheren, die ihre pollenbedeckte Fläche von der Narbe abwenden, auf die Notwendigkeit von Insektenbesuch; er beobachtete aber weder Besucher noch Fruchtansatz an seinen Blüten (von *H. fulva*). Nach Kerner (**96**, S. 358 f.) ragt an den etwa 10 cm langen Blüten von *H. fulva* schon ungefähr eine halbe Stunde vor dem Öffnen die belegungsfähige Narbe über die noch zusammenschließenden Perigonzipfel hervor; gleichzeitig mit der Ausbreitung der Blütenhülle springen die Antheren auf und bieten ihren klebrigen Pollen dar. Da die Narbe weit vor den Antheren steht, muß sie von einfahrenden Insekten früher gestreift werden als diese; bereits mit Pollen beladene Besucher, die in normaler Weise zum Nektar vordringen, werden deshalb mit Sicherheit Kreuzung bewirken. Der Nektar ist wegen seiner Bergung in einer ca. 2 cm langen, oben verengten Röhre nur dem langen Rüssel von Faltern zugänglich. „Die ganze Blüte macht den Eindruck, daß sie auf große Tag- oder Abendschmetterlinge, welche mit einem langen dünnen Rüssel ausgestattet sind, berechnet ist.“ Obgleich solche

[1]) E. Strasburger, Das Botanische Practicum. 4. Aufl. 1902, S. 542.
[2]) E. Amelung, Über mittlere Zellengrößen. Flora. Bd. 77, 1893 S. 205.
[3]) Strasburger, a. a. O. S. 525.
[4]) Nach A. F. W. Schimper, s. S. 307 Anm.

Besucher bei uns bis jetzt nicht beobachtet wurden, nimmt Kerner an, daß die Blumen in ihrer ursprünglichen Heimat Ostasien von Schmetterlingsarten besucht und gekreuzt werden, die in Europa nicht vorkommen. Nach der verschiedenen Ausrüstung der Blüten von *H. flava* und *H. fulva* ist jedenfalls eine Anpassung an ungleiche Besucher anzunehmen, doch können darüber erst Beobachtungen in der Heimat der Pflanzen entscheiden.

Die schon von Sprengel bemerkte Unfruchtbarkeit der Blüten wurde für *H. fulva* von H. Hoffmann und F. Hildebrand bestätigt [1]), und Maximowitsch ist der Ansicht, daß *H. fulva* in Europa überhaupt keinen Samen ansetzt. Bei *H. flava* und andern Arten konnte Focke (66) zwar durch Bestäubung mit eignem Pollen niemals Samenbildung erzielen, doch wurde zwischen zwei Stöcken, die paarweise nebeneinander gepflanzt wurden, fast immer Kreuzung durch Insekten vermittelt, sodaß jede Blüte Frucht ansetzte. Weiter zeigte sich, daß *H. flava* ungeachtet ihrer Selbststerilität mit andern *Hemerocallis*-Arten, z. B. *H. Middendorffi*, erfolgreich gekreuzt werden kann; ein derartiger, sehr ausgezeichneter Bastard wurde von H. Christ in Basel erhalten [2]). Von *H. flava* hat Baroni [3]) bei seinen Untersuchungen über die Samenanatomie embryohaltige, wohl aus italienischen Gärten stammende Samen verwendet, deren Keim- und Lebensfähigkeit allerdings nicht erwiesen ist. L. Jost [4]), der an autogam bestäubten Blüten von *H. flava* beobachtete, daß viele rasch, andre erst nach Anschwellung des Fruchtknotens und Ausbildung einzelner Embryonen abfielen, wieder andre aber normale Kapseln ausbildeten, kommt zu dem Schlusse, daß verschiedne Rassen oder selbst Individuen in ihren Fertilitätsverhältnissen weitgehende Unterschiede zeigen können. In Nordamerika scheint *H. fulva* bei Fremdbestäubung ebenfalls Samen anzusetzen, da Holm (90) zu seinen Untersuchungen reife keimfähige Samen benutzt haben muß. Nach diesen Erfahrungen sind vermutlich die Angaben über die Sterilität der beiden *Hemerocallis*-Arten nur für einzelne Gebiete, wie z. B. Nord- und Mitteldeutschland, giltig, in denen ja auch ein Indigenat dieser Pflanzen nicht anzunehmen ist. Hier ließe sich die Unfruchtbarkeit durch vegetative Abstammung von gleichen Mutterstöcken, ähnlich wie bei *Lilium croceum*, erklären.



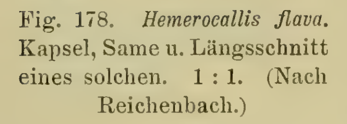


Fig. 178. *Hemerocallis flava.* Kapsel, Same u. Längsschnitt eines solchen. 1 : 1. (Nach Reichenbach.)

Nach der Zeit der Vollblüte tritt bei *Hemerocallis* ein Postflorationsstadium ein, wobei die Blütenhülle pulpös verschrumpft und eintrocknet (113). Für *H. fulva* gibt Wydler (202, S. 110) an, daß die sich abgliedernden, d. h. wohl die unbefruchteten Blüten einen „Stollen", eine höckerartig vorspringende Vernarbungsstelle hinterlassen.

Die in den systematischen Werken über Frucht und Samen enthaltnen Angaben können als eine teilweise Widerlegung der oben mitgeteilten Ansicht

[1]) Botan. Zeitung. Bd. 38. 1880, S. 157. Botan. Jahresbericht. Bd. 16, 1888. Abt. I, S. 154.

[2]) Abhandl. des Naturw. Vereins Bremen. Bd. 14, 1898. S. 273.

[3]) Bull. della Soc. Ital. 1892, S. 61—65.

[4]) Über die Selbststerilität einiger Blüten. Botanische Zeitung. Bd. 65, 1907. 1. Abt. S. 96 f.

von der völligen Unfruchtbarkeit unsrer Taglilien gelten. Die hier nach Reichenbach[1]) abgebildete reife Frucht (Fig. 178) wird als fleischig-ledrige Kapsel beschrieben, die in 3 wenigsamigen Fächern glänzend schwarze kantige oder kugelige Samen enthält. Die Färbung der etwa 6 mm langen und 5 mm dicken Samen hat (bei *H. flava*) ihren Sitz zum Teil in der stark verdickten Außenwand der Epidermis der Samenschale, in die Kutikularstäbchen eingelagert sind, wie sie z. B. auch in der Samenschale von *Portulaca* vorkommen[2]). Baroni (a. a. O.) fand in der Testa eine 8—10schichtige, dickwandige, außen Farbstoff führende Hartschicht, darunter 5—6 Lagen dünnwandiger Zellen mit eingestreuten Tracheïden. An der dem Mikropylenende entgegengesetzten Seite springt außen eine Leiste vor. Die dünnwandigen Speicherzellen des Endosperms enthalten Eiweißstoffe, Fett und Stärke. Über die Art der Aussäung liegen keine Beobachtungen vor.

Eine interessante Bildungsabweichung des Samens wurde von H. Baillon[3]) beschrieben, nämlich fleischig angeschwollene Samen, in deren Chalazaende sich eine Adventivwurzel entwickelt hatte, während im Embryosack eine Stammknospe ausgebildet war, die durch die Mikropyle auswuchs und von den vergrößerten Integumenten wie von Knospenschuppen umgeben wurde. Es scheint hier also ein Fall von Apogamie eingetreten zu sein, die durch Ausbleiben der normalen Befruchtung bedingt wurde.

3. Unterfamilie. **Allioideae.**

Die Unterfamilie der *Allioideen*, die bei uns nur durch die eine Tribus der *Allieae* vertreten ist, ist ziemlich gut und natürlich von den benachbarten geschieden. Bei ihnen entspringt der Stengel aus einer verkürzten Grundachse, wenn verlängerte Ausläufer vorhanden sind, aus einem verkürzten Teil derselben. Oft (oder meist) sind die Blätter dieses Teiles am Grunde dickfleischig, bilden also eine echte Zwiebel. Der Blütenstand erscheint bei allen doldenartig, öfter so stark zusammengedrängt, daß er kopfig wird. Es handelt sich indessen hier nicht um eine echte Doldenbildung, sondern meist sind (eine oder) mehrere Schraubeln so verkürzt, daß ihre Blüten zu einer Scheindolde zusammengezogen sind. Am Grunde trägt der Blütenstand meist zwei breite Hüllblätter, die oft mehr oder weniger miteinander verbunden sind und ihn wenigstens vor der Blüte einhüllen; selten sind sie schmal, oder der Blütenstand trägt nur wenige oder gar nur einzelne Blüten. Mitunter (bei *Gagea*) ist der Blütenstand trugdoldig, dann trägt er am Grunde 2—3 Laubblätter. Die besonders bei den *Lilioideen* öfter zu beobachtende Neigung zur Erzeugung verwachsenblättriger Blütenhüllen, einer blütenökologischen Anpassung, die bekanntlich bei den Monokotylen nicht dieselbe phylogenetisch wichtige Rolle spielt wie bei der Mehrzahl der Dikotylen, ist bei den *Allioideen* nur sehr schwach ausgebildet, bei den im Gebiete heimischen sind sogar bei allen Arten die Perigonblätter getrennt; bei einigen hierher gehörigen Zierpflanzen, so bei dem *Allium* nahe verwandten *Nothoscordon*, sind sie indessen deutlich verbunden. Die Zahl der Staubblätter ist fast bei allen Arten die typische, also 6; auch hier zeigen nur ausländische Pflanzen die auf die *Iridaceen* hinweisende 3-Zahl. Zur Ausbildung eines röhrenförmigen Gebildes in der Blüte und den damit verbundenen Bestäubungseinrichtungen dienen bei dieser Gruppe viel häufiger als das Perigon die Staubfäden, die oft

---

[1]) Icones Florae Germanicae. Bd. 10, Tafel DX.

[2]) G. Lohde in Botan. Zeitung. Bd. 33, 1875. S. 187 f.

[3]) Sur le développement et la germination des graines bulliformes des Amaryllidées. Revue des cours scientiques, 30. août 1873. — Vergl. Botanischer Jahresber. Bd. 2, 1874. S. 521.

verbreitert sind, sich dann fest aneinander legen oder gar miteinander verbunden bleiben. Die Frucht ist stets eine Kapsel, die meist mehrere Samen in jedem Fache hat.

Die hierher gehörigen Gattungen sind schon durch die Blüten und die Blütenstände gut von einander geschieden. Bei *Gagea* und *Lloydia* ist der Blütenstand stets wenigblütig und trägt am Grunde meist 2, selten 1 oder 3, aber stets laubartige Blätter; *Gagea* ist unter ihnen durch die innen gelben, außen grünen oder doch grün gestreiften Perigonblätter unterschieden, die bei *Lloydia* weißlich und außen am Grunde gelb sind. *Allium* ist außer dem Lauchgeruch fast aller Arten durch den meist vielblütigen Blütenstand, der am Grunde von häutigen bis hautrandigen, oft trocken werdenden breiten Hochblättern gestützt ist, leicht zu scheiden; dem mit der letzteren Gattung nahe verwandten *Nothoscordon* fehlt der Lauchgeruch. — (G.)

11. Gattung. **Gagea Salisb. Goldstern.**

(Bearbeitet von P. Graebner und O. Kirchner.)

1. Sektion. *Didymobolbos* K. Koch.

18. Gagea arvensis Dumort. Acker-Goldstern.
19. G. bohemica Roem. und Schult. Böhmischer G.

Beide genannten Arten bilden eine natürliche Gruppe, die im wesentlichen durch die Ausbildung der Zwiebeln charakterisiert ist.

G. arvensis (Fig. 179) ist bei uns zumeist auf Äckern und Grasplätzen, an Wegrändern u. ä. verbreitet, in natürlichen Formationen wächst sie an Abhängen, auf Hügeln u. s. w., selten in Laubwäldern. Sie lebt in fast allen Teilen des Gebietes, und ist sogar bis in die immergrüne Region des Mittelmeergebietes häufig, dagegen meidet sie, wie alle Arten der Gattung, die Nordseeinseln, scheint also das atlantische Klima nicht zu lieben. Dafür spricht auch ihr spärliches Vorkommen in Nordwestdeutschland, in der zu den Heidegebieten gehörigen Lausitz und in Ostpreußen, dem ja auch so manche nordisch-atlantische Typen eigen sind. In den Gebirgen steigt sie meist nicht hoch auf, so ist sie in Tirol nur bis zu 800 m Höhe beobachtet, im warmen Wallis dagegen bis über 2000 m. Außerhalb des Gebietes fehlt sie auf den Britischen Inseln, ist aber sonst in Mittel- und Süd-Europa verbreitet; im Norden ist sie auch in Dänemark und in Südschweden bekannt; in Rußland wächst sie nur im mittleren und südlichen Teile. Außerhalb Europas ist *G. arvensis* von Kleinasien bis Persien und in Nord-Afrika beobachtet (4, S. 77, 79).

G. bohemica (Fig. 181) liebt abweichend von der vorigen mehr natürliche Vegetationsformationen, ihre beiden bei uns vertretenen Unterarten finden sich vorzüglich an sonnigen Felsen, auf steinigen, kiesigen oder begrasten Hügeln, seltener an Wegrändern oder in Schonungen. Meist wächst sie auch nur auf kalkarmen Substraten, seltener auf kalkreichen. Ihr Wohngebiet ist ein viel begrenzteres als das der vorigen Art, auch im Gebiete sind ihre Bezirke oft weit von einander entfernt. Im norddeutschen Flachlande wächst die eine Unterart *G. saxatilis* in der Provinz Brandenburg an mehreren Orten, besonders im mittleren Odertale, dann bei Halle, im Magdeburgischen Flözgebirge und am Süd- und Ostrande des Harzes. Neben einigen zerstreuten Orten in Thüringen u. s. w. ist sie wieder in der östlichen Rheinpfalz häufiger. Ein weiterer Wohnbezirk befindet sich in den südwestlichen Alpen, von dem die Standorte im Wallis bis ins Gebiet ragen. In den Gebirgen steigt sie nicht hoch, sie lebt außer der Ebene in den niederen Berglagen, wohl nicht über 600 m

(4, S. 79). Außerhalb des Gebietes ist sie nur aus Zentral- und West-Frankreich, von der Iberischen Halbinsel und aus Italien bekannt. Die zweite Unterart *G. eu-bohemica* A. u. G. erreicht das Gebiet nur in Böhmen, im südlichen Mähren und in Niederösterreich, in allen 3 Teilen aber nur an wenigen Standorten. Bei Magdeburg kommt eine mit der vorigen Unterart gemeinsam wachsende, hierher gezogene Form vor, die Übergänge zur *G. saxatilis* aufweist. Außerhalb des Gebietes wird ihr Wohngebiet durch Fundorte in Ungarn mit den Verbreitungsbezirken in Süd-Rußland und auf der Balkanhalbinsel verbunden. Außerhalb Europas ist *G. eu-bohemica* in Kleinasien, Syrien und Palästina beobachtet.



Fig. 179. *Gagea arvensis.*
Habitusbild einer normalen Pflanze (rechts) und einer kurzstengeligen mit vielen Brutzwiebelchen am Grunde (links); 1 : 1. 2 Frucht mit den bleibenden Perigonblättern; 1 : 1. (Nach Reichenbach.)

Zur Blütezeit ist die Zwiebel (87, S. 32) von einer toten braunen, dünnhäutigen Hülle umgeben, an deren Grunde sich seitlich ein Büschel abgestorbener Fasern, die Reste der vorjährigen Wurzeln finden (Fig. 180, 1). Unter der Hülle liegt ein scheidenförmiges, gleichfalls die Zwiebel einhüllendes, fleischig gewesenes Blatt, welches aber zur Blütezeit meist schon recht stark geschrumpft ist und bald gänzlich eintrocknet; erst unter ihm liegen die frischen, sehr saftreichen Zwiebelteile. Hier kann man stets deutlich zwei Teile unterscheiden, die sogenannte Hauptzwiebel, die größer ist, und die kleinere Nebenzwiebel (Fig. 180, 2 u. 3). Beide zusammen bilden einen etwas flach gedrückten rundlichen Körper, die Nebenzwiebel sitzt etwas höher als die Hauptzwiebel. Daß beide vorhanden sind, daß sie beide sitzend in der erwähnten Zwiebelhülle zur Blütezeit eingeschlossen sind, ist für die ganze Gruppe *Didymobolbos* charakteristisch, ebenso daß die Nebenzwiebel nicht sehr viel kleiner ist als die Hauptzwiebel, so daß sie meist schon im nächsten Jahre zur Blüte kommt.

An dem gemeinsamen Zwiebelboden beider, der durch das tiefere Herabragen der Hauptzwiebel schräg gestellt ist, sind die lebenden tätigen Wurzeln büschelförmig angeordnet und erscheinen durch die schräge Stellung dem die Hauptzwiebel einhüllenden fleischigen Blatte gegenüberstehend; Irmisch nennt dieses Blatt Wurzelblatt, es geht über dem die ganze Zwiebel umfassenden zwiebelschuppenartigen dicken Teil plötzlich in ein langes grünes Laubblatt über. Der untere zwiebelschuppenartige Teil umfaßt aber nicht nur die Haupt-, sondern auch die Nebenzwiebel scheidenförmig, so daß das Laubblatt, welches von dem dem Wurzelblatte der Hauptzwiebel entsprechenden Zwiebelblatte der Nebenzwiebel getragen wird, aus der Scheidenmündung hervorkommt. Auf der Seite der Nebenzwiebel ist das einhüllende scheidenförmige Blatt sehr fein und dünn. Das Vorhandensein dieser zwei grundständigen, nicht mit dem Stengel verbundenen Laubblätter ist gleichfalls für diese Gruppe charakteristisch und hängt mit der oben beschriebenen Stellung der Zwiebeln zusammen. Die derbe zwiebelartige Konsi-

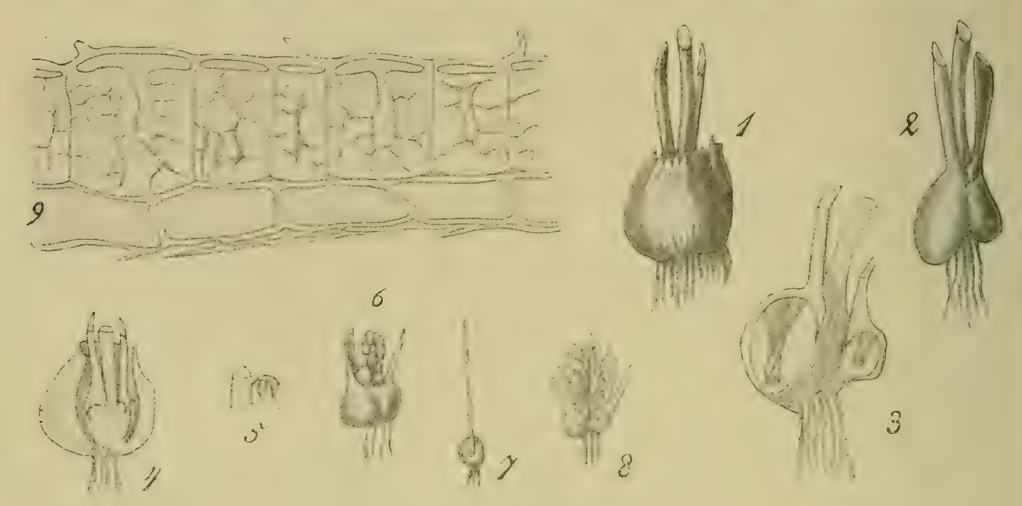


Fig. 180. *Gagea arvensis.*
1 Zwiebel der blühenden Pflanze, 1 : 1. 2 Dieselbe nach Entfernung der trocknen Hülle, 1 : 1. 3 Dieselbe im Längsschnitt durch beide Zwiebeln, 1 : 1. 4 Die Zwiebel im zeitigen Frühjahr, die Anlage der künftigen Haupt- und Nebenzwiebel in den Blattachseln zeigend, 1 : 1. 5 Erste Anlage einer Hauptzwiebel neben dem Stengel, das junge Nährblatt als (durchschnittner) Wulst erscheinend; etwas vergr. 6 Zwiebel mit Brutknospen statt der Blüten, 1 : 1. 7 Eine solche Brutknospe als selbständiges Pflänzchen im Längsschnitt, 1 : 1. 8 Ährenförmige Anordnung von Brutknospen im Längsschnitt, 1 : 1. 9 Sklerenchymschicht aus der Zwiebelhülle, 380 : 1. (1—8 nach Irmisch, 9 nach v. Tavel.)

stenz der unteren Teile dieser beiden Blätter setzt sich nach Irmisch etwa 5 mm weit über die eigentliche Zwiebel, also gewissermaßen als Zwiebelhals fort, dann erst kommt der weiche Blattgrund, der noch im Boden steckt, an dem die Blätter leicht umknicken und bis zu dem sie auch später absterben.

Schneidet man eine Zwiebel in der Längsrichtung durch, so daß beide Zwiebeln dabei geteilt werden (Fig. 180, 3), so wird auch der zwischen beiden Teilen stehende Blütenstengel durchschnitten. Senkrecht unter ihm stehen die Wurzeln, diese sind unverzweigt oder wenig verzweigt und tragen reichlich Wurzelhaare. An der Hauptzwiebel, die sich etwas nach dem Blütenstengel zu neigt, fällt sofort ein großes, dickes, fleischiges Zwiebelblatt auf, welches ringsum

geschlossen ist und durch die dem Blütenstengel zugewandte dickere Seite sich als regelmäßig alternierend gestellt mit dem Wurzelblatte erweist. Dieses Wurzelblatt umgreift mit seinem scheidenförmigen zwiebelschuppenartigen unteren Teil oben kappenförmig das ebengenannte dicke Zwiebelblatt, welches wegen seiner starken Wasser- und Nährstoffspeicherung als Nährblatt bezeichnet wird. Durch diesen kappenförmigen Teil erscheint die Zwiebel ringsum völlig geschlossen, es bleibt aber in der kappenförmigen Umhüllung eine kleine Öffnung, welche die Kommunikation nach außen vermittelt und sich etwas über der Stelle befindet, wo das fleischige Nährblatt dem Blütenstengel anliegt. Das Nährblatt liegt nicht ganz frei innerhalb des Wurzelblattes, in dessen Achsel es als unterstes Blatt des neuen Sprosses steht, sondern ist in seinem unteren Teile mit dem Wurzelblatte bezw. mit dem Grunde des Blütenstengels verbunden. Der dicke Körper des Nährblattes läßt in seinem Innern einen unten schmalen, nach oben sich allmählich erweiternden Kanal, der aber dadurch, daß er seitlich zusammengedrückt ist, nur als schmale Spalte erscheint. Wenn man daher beim Schneiden nicht gerade die Spalte trifft, so erscheint die ganze Zwiebel knollenartig derb und homogen. Am Grunde dieses Kanals umschließt das Nährblatt die deutlich sichtbaren Anlagen für die beiden Laubblätter des nächsten Jahres, zwischen denen später die Anlage des Blütenstandes entsteht. Das eine und zwar das nach außen stehende dieser Blätter läßt schon dadurch, daß es etwas kappenförmig überneigt, erkennen, daß es das im nächsten Jahre die Hauptzwiebel in seiner Achsel entwickelnde sein soll, also das nächstjährige untere grundständige Laubblatt.



Fig. 181. *Gagea bohemica.* Habitusbilder, links von *G. saxatilis*, rechts von *G. eubohemica*, 1 : 1, je mit einer vergrößerten Frucht. (Nach Reichenbach.)

Die Nebenzwiebel ist im wesentlichen der Hauptzwiebel gleich gebaut. Sie steht in der Achsel des zweiten oberen bezw. inneren Laubblattes; dieses ist am Grunde viel weniger scheidenförmig erweitert, aber etwas geöhrt und mit dem Blütenstengel verbunden, oben läßt es auch eine kleine Öffnung frei. Mißbildungen der Zwiebel scheinen recht selten: Wirtgen fand (201, S. 355) einmal nur 2 Nebenzwiebeln und das Heraustreten der Wurzeln am Grunde des Blütenstengels; es handelt sich augenscheinlich um das Fehlschlagen des Nährblattes der Hauptzwiebel.

Ist die Blütezeit vorüber, so sterben die beiden Grundblätter bis zu dem oben bezeichneten Punkte ab, der untere scheidenartige Teil bräunt sich und wird zu der am Anfange genannten braunen Hülle. Zu gleicher Zeit sterben

auch Blütenstengel und Wurzeln ab. Beide Zwiebeln, Haupt- und Nebenzwiebel, hängen nur noch lose zusammen und überdauern so den Sommer in völliger Ruhe.

Wenn im Herbste der Boden wieder durchfeuchtet ist, beginnt die Vegetation von neuem, am Zwiebelboden jeder Zwiebel brechen die weißen Wurzelspitzen hervor und verlängern sich schnell. Zugleich strecken sich die von dem Nährblatte eingeschlossenen jungen Blätter und treten, den jungen Blütenstand zwischen sich einschließend, oben aus dem Spalt des Nährblattes heraus. Dieser letztere ist dadurch genügend erweitert (und erweitert sich noch mehr), daß der Inhalt des Nährblattes allmählich verzehrt wird, das Nährblatt also schrumpft. Die oben erwähnte dünnhäutige Scheide des untersten Laubblattes, die noch das zweite umgibt, ist in diesem Stadium leicht sichtbar. Sehr frühzeitig treten in den Achseln dieser Laubblätter schon die ersten Anlagen für die beiden Zwiebeln auf (Fig. 180, 4) und zwar in der Form, daß je die Anlage des Nährblattes als ringförmiger Körper um die des ersten zukünftigen Laubblattes herum entsteht (Fig. 180, 5), später wächst das Nährblatt schneller und schließt die Anlagen der Laubblätter in der angegebenen Weise in seinen Kanal ein.

Die beiden grundständigen Laubblätter erscheinen, je nach den Standortsverhältnissen, zu verschiedener Zeit über dem Erdboden; an sonnigen, also warmen Stellen werden mitunter bereits im Oktober die Blattspitzen sichtbar und verlängern sich mehr oder weniger; im Winter frieren sie dann nicht selten ab. An andern Orten entwickeln die Blätter sich erst im Frühjahr. Da sie in aufrechter Stellung durch den Boden wachsen, ist die Spitze des untersten Laubblattes (bei *G. arvensis*) dadurch zu einer Bohrspitze ausgebildet, daß sie von kegeliger Form mit horniger Beschaffenheit ist (**56**, S. 648). Öfter erreichen die grundständigen Blätter bei *G. arvensis* eine Länge, welche die des Blütenstandes überragt, bei *G. bohemica* ist das meist in erheblichem Maße der Fall; ihre Gestalt ist bei der ersteren Art meist linealisch, sie werden meist nicht über 2 mm breit, sind dabei aber deutlich rinnig und stumpf gekielt, bei der letzteren erscheinen sie fadenförmig und hin- und hergebogen, ja nicht selten fast lockig gekrümmt.

Der Stengel trägt über dem verlängerten Stengelgliede unterhalb der Blüten noch 2 Laubblätter, die meist dem Blütenstande genähert sind. Das untere der beiden ist lanzettlich und überragt die Blüten, bei *G. arvensis* ist es von dem fast 1 cm breiten Grunde aus allmählich verschmälert, bei *G. bohemica* meist nur bis etwa 4 mm breit und oft fadenförmig zugespitzt; das obere Stengelblatt ist bei der ersten Art linealisch oder auch linealisch-lanzettlich und wird nur etwa 3 mm breit, bei *G. bohemica* ist es dem unteren ziemlich gleichgestaltet, nur meist kürzer. Bei deren Unterart *G. saxatilis* sind beide Stengelblätter untereinander und auch von den über ihnen stehenden kleinen Hochblättern etwas entfernt, während sie bei *G. arvensis* und der Unterart *G. eubohemica* sehr genähert sind, so daß sie bei der letzteren sogar fast gegenständig erscheinen. Das nächstobere Blatt ist bei allen fast stets ganz klein und hochblattartig.

Im anatomischen Bilde zeigen die Blätter eine Lage von Gefäßbündeln, die mit Ausnahme der Mittelnerven nicht sehr wesentlich von einander geschieden erscheinen und die etwa in der Mitte zwischen der Ober- und Unterseite in das Blattparenchym eingebettet sind. Die Epidermiszellen sind nur mäßig verdickt, zwischen ihnen liegen auf beiden Seiten des Blattes die Spaltöffnungen, deren bei *G. silvatica* etwa 30 auf den qmm kommen (**154**, S. 195); die übrigen Arten verhalten sich anscheinend ähnlich.

Der Blüten-Stengel wird bei *G. arvensis* meist 10 bis 15 cm hoch, selten mißt er nur etwa 5 cm, wie er bei *G. bohemica* und deren Unterart

G. saxatilis in der Regel ist; besonders bei der ersteren erreicht er selten bis 8 cm Länge. Äußerlich erscheint der Stengel ziemlich schlaff und schon bei der Kapselentwicklung, sicher aber beim Welken fällt er bald um. Im anatomischen Bau zeigt er sich denn auch recht schwach, ein Kreis von meist zusammenhängenden, mechanisch sehr wenig festen Gefäßbündeln, meist 10 bis 15, liegt im Parenchym unter dem grünen Gewebe, welches sich in einer Stärke von 3 bis 5 Zellagen unter der Epidermis entlang zieht. Innerhalb der Gefäßbündel findet sich nur wasserführendes Markparenchym, ohne besondere mechanische Versteifungen.

Hie und da kommt, namentlich an schwachen Zwiebeln, kein Blütenstengel zur Entwickelung, besonders bei *G. arvensis* unterbleibt die Bildung desselben häufig, so daß man in größeren Beständen der Art oft nur wenige Blüten sieht. Diese Zwiebeln kommen meist so zustande, daß der Stengel, ohne Blüten zu entwickeln, in den Achseln der Blätter, die mitunter noch vorkommen, Brutzwiebeln trägt (Fig. 180, 6—8). Diese kleinen Zwiebeln stehen dann traubenförmig nebeneinander. Im nächsten Jahre treiben sie nur ein dünnes, fast stielrundliches Blatt, welches am Grunde auch eine kurze, rings geschlossene Scheide besitzt; da aus dieser aber kein Blatt hervorwächst, ist sie der Spreite dicht angedrückt. Innerhalb der Höhlung dieser Scheide bildet sich das Nährblatt der neuen Zwiebel, die also hier eine endständige Knospe darstellt. In jedem Jahre vergrößern sich diese Zwiebeln normalerweise etwas, aber an ungünstigen Orten, auf Wegen u. dgl., kann es oft viele Jahre dauern, bis sie Blütenanlagen hervorbringen. Während sie aber so in nichtblühendem Zustande verharren, erzeugen sie seitlich öfter meist einzeln, selten in größerer Zahl, an der Stelle der fehlenden Seitenzwiebel bezw. des Blütenstengels kleine kugelige Zwiebeln, die gleichfalls sehr ausgiebig der vegetativen Vermehrung dienen. Auf dem Acker werden diese Zwiebelchen von *G. arvensis* oft durch die Bodenbearbeitung so verbreitet, daß die Pflanzen dicht und gleichmäßig über das Feld verteilt sind (95). Auch bei *G. eu-bohemica* ist die vegetative Vermehrung nach Velenovský[1]) so ausgiebig, daß die Pflanzen dann als dichter, grüner, aus lauter fadenförmigen grundständigen Blättern zusammengesetzter Rasen erscheinen.

Mißbildungen des Stengels sind nach Wirtgen (201, S. 355) nicht besonders selten, werden aber wegen ihrer Unansehnlichkeit und Blütenlosigkeit oft übersehen. Der oberirdische Stengel fehlte bei etwa 2 % der untersuchten Pflanzen und bildete dort eine Anhäufung kleiner, meist roter Brutzwiebeln, zwischen denen die kleinen ursprünglichen Stengelblätter hervorkommen und die auch selbst öfter schon Blätter tragen. Fehlen beide Formen der Blätter, so ist das Gebilde einer Erdbeere nicht unähnlich. 5 mal fand er den Fall, daß diese kleinen Zwiebeln Blütenstiele trieben. In den anderen Fällen war der Stengel deutlich ausgebildet und trug bald in der Blütenregion eine vereinzelte Brutzwiebel, bald saßen die Brutzwiebeln auch am Grunde des Stengels, etwa erdbeerförmig angehäuft oder rosenkranzartig verteilt. Am verkürzten Stengel finden sich in der Achsel der herabgerückten Stengelblätter nicht allzu selten auf trockenem Boden solche erdbeerähnlichen Zwiebelanhäufungen. Auf feuchtem Lehmboden fand Wirtgen mehrmals den Stengel sehr verlängert mit wechselständigen Blättern und oft mit seitenständigen Blütenständen und Brutknospen.

Der Blütenstand von *G. arvensis* mit seinen meist 5 bis 10 Blüten erscheint äußerlich doldenartig, durch Verkürzung der Achse innerhalb der Blütenregion sind die Blüten fast auf einen Punkt zusammengedrängt; bei *G. bohemica* ist meist nur 1 Blüte vorhanden, selten 2 bis 3, die bei der Unterart *G. saxatilis* mit ihren locker wolligen, laubartigen Hochblättern mehr oder weniger über die stengelständigen Laubblätter erhoben sind.

[1]) J. Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 1905—1910. S. 707.

Mißbildungen des Blütenstandes beobachtete Wirtgen (201, S. 356) bei *G. arvensis* mehrfach, und zwar vielfach Anhäufungen von Brutzwiebeln im Blütenstande. Mehrmals sah er den ganzen Blütenstand zu solchem Zwiebelknäuel umgebildet, aus dem keine, eine oder wenige normale Blüten hervortraten, selten sind 2 oder 3 solche Knäuel vorhanden. Bald sind die Zwiebelknäuel gestielt, bald sitzen sie in dem bauchig erweiterten Grunde der Stengelblätter, hie und da ist an ihrer Stelle eine einzelne größere Zwiebel vorhanden. Kleinere einzelne Zwiebeln standen an den Verzweigungen des Blütenstandes an Stelle fehlgeschlagener Blüten, also eine ganz ähnliche Bildung wie bei vielen *Allium*-Arten. Wirtgen beobachtete solche Adventiv-Zwiebeln (einschließlich der S. 329 und S. 331 geschilderten) bei etwa 15 % aller untersuchten Pflanzen.

Die Stiele der Blüten sind bei den hierher gehörigen Arten zottig behaart, ebenso meist die Ränder der oberen Blätter, die Hochblätter und der untere Teil der Außenseite der Perigonblätter. Die letzteren sind lanzettlich und bis über 15 mm lang oder bei *G. bohemica* länglich bis länglich-verkehrt-lanzettlich, bei Unterart *G. saxatilis* kaum über 12 mm lang; bei allen sind sie stumpf, bei *G. eu-bohemica* sogar vorn deutlich verbreitert und besonders die inneren an der Spitze abgerundet. Die Staubblätter haben bei *G. arvensis* dünne Fäden und ziemlich große, eiförmige bis kugelige Staubbeutel, während bei *G. eu-bohemica* die Staubbeutel wenigstens zum Teil deutlich länglich oder gar bis kurz linealisch erscheinen. Der Fruchtknoten ist meist verkehrt-eiförmig, bei *G. saxatilis* oben gestutzt und mit ziemlich konvexen Seitenflächen versehen, bei *G. eu-bohemica* verkehrt-herzförmig mit vertieften Seiten.

Besonders häufig fand Wirtgen (200, S. 350; 201, S. 356) bei *G. arvensis* Mißbildungen der Blüten selbst. Der Umwandelung in Zwiebelchen wurde schon Erwähnung getan. Ein- oder mehrfach gezähnte Perigonblätter sind als Übergangsbildungen zu Staubblättern häufig. Weiter waren die Perigonblätter mitunter an der Spitze geteilt oder gekielt und gebogen, auch deutlichere Übergänge von Perigonblatt und Staubblatt oder umgekehrt mit 1 oder 2 Staubbeuteln häufig. Am Blütenstiele herabgerückte Perigonblätter, oder zu 2 oder 3 verbundene, sind gleichfalls nicht selten. Die Zahlverhältnisse in der Blüte sind oft verschoben, so gab es eine 2blätterige Blüte mit 1 Staubblatt ohne Fruchtknoten, 3blätterige Blüten mit 2 Staubblättern, 4blätterige Blüten mit 4 Staubblättern (ohne oder mit 2- oder 3kantigem Fruchtknoten), auch mit 6 Staubblättern, 5blätterige Blüten (häufig; mit 4 bis 6 Staubblättern), 6blätterige Blüten mit 5 bis 8 Staubblättern und 4- bis 5kantigen Fruchtknoten, 7blätterige Blüten (häufig, über 23 %) mit 6 bis 8 Staubblättern und 3- bis 5kantigen Fruchtknoten, 8blätterige Blüten mit 6 bis 10 Staubblättern, ebenso 9-, 10- und 11blättrige Blüten, letztere beide mit bis 11 Staubblättern, schließlich eine verdoppelte Blüte mit 12 Perigon- und Staubblättern und 6kantigem Fruchtknoten. Die reichblätterigen Blüten sind meist die ersten in der Entwickelung, die armblätterigen die letzten, deren Nachfolger dann meist fehlschlagen. Mehr oder weniger verwachsene vollkommene oder unvollkommene, zum Teil minder- oder auch überzählige Blüten beobachtete Wirtgen gleichfalls in großer Zahl, ebenso verwachsene Staubblätter, die auch bandförmig bis blattartig sein können, mancherlei Mißbildungen des Fruchtknotens, Drehungen u. s. w. Schließlich gibt Wirtgen (201, S. 360—366) nach den 66 Formen der Mißbildungen, die er aufzählt, noch die genaue Beschreibung von 21 interessanten Einzelexemplaren. Im Ganzen fand er an 45 % aller untersuchten Exemplare irgend eine Mißbildung. — (G.)

An den Blüten von *G. arvensis*, die sich in der Zeit von März bis Mai entwickeln, sind die spitzen Perigonblätter auf der Innenseite zitronengelb gefärbt, auf der Außenseite grün mit gelbem Saum; sie schließen sich (nach 62) am

zweiten Tage nach ihrem Aufgehen oder später. Die Blüteneinrichtung stimmt im wesentlichen, auch in der Protogynie und in der Nektarabsonderung, mit der später genauer beschriebenen von *G. silvatica* überein. Da der Fruchtknoten eine Höhe von 4 mm, der Griffel eine Länge von 5 mm hat und die Staubblätter 8—10 mm lang sind, so kommen die Antheren bald über, bald unter die Narbe zu stehen, oder sie befinden sich auch in gleicher Höhe mit ihr; danach ist der Eintritt von Autogamie in verschiedenem Grade begünstigt. Als Besucher der Blüten wurden vorzugsweise *Apiden*, daneben auch Käfer und Ameisen bemerkt. (**32**, **143**, **208**, Kerner Manuskr.)

Die Blüteneinrichtung von *G. bohemica* ist nur an der Unterart *saxatilis* (**169**) näher untersucht worden. Die Blüten, welche im März und April entwickelt sind, zeigen Protogynie und reichliche Nektarabsonderung; sie werden bei günstiger Witterung, die freilich manchmal während der sehr frühen Blütezeit ganz fehlt, von zahlreichen Fliegen, weniger von Schlupfwespen besucht und häufig allogam bestäubt. Bei zusammengelegtem Perigon kann außerdem leicht spontane Selbstbestäubung eintreten.

G. bohemica setzt selten Samen und Früchte an. Von der Unterart *eu-bohemica* sagt Kerner (**95**), sie fruktifiziere in Böhmen und Deutschland niemals und für Böhmen bestätigt es Velenovský (a. a. O.) Nach seinen Beobachtungen blüht die Art in manchen Jahren reichlich, aber auch wenn die Blüten bei sonnigem Wetter abblühen und von Insekten besucht werden, gelangen sie niemals zur Fruchtbildung; Velenovský vermutet, daß diese absolute Sterilität mit der frühen Blütezeit der Art zusammenhängt, wo gewöhnlich auch die Blüten noch verschneien und manchmal 2—3 Wochen vom Schnee bedeckt sind, ähnlich wie es bei den Pflanzen des Hochgebirges und der Polargegenden vorkommt; dem gegenüber sei es von Wichtigkeit, daß im südlicheren Europa *G. bohemica* zur Fruktifikation gelangt und Samen hervorbringt. *G. saxatilis* soll nach Lamotte (zit. **169**) nach einem strengen Frost steril bleiben, bei mildem Wetter aber Früchte hervorbringen. — (K.)

Die Frucht stellt eine längliche, verkehrt-eiförmige stumpfe Kapsel dar, die gewöhnlich die Länge der Perigonblätter nicht erreicht. Wie schon oben erwähnt, senkt sich der schwache Blütenstengel meist durch die Last der unreifen Kapsel seitlich und die Früchte hängen deshalb auf den Boden. Während bei der Mehrzahl der Liliengewächse der Wind als Verbreiter der Samen aus der aufgesprungenen Kapsel eine Rolle spielt, ist das hier nicht der Fall. Die Samen werden auf den Boden entlassen und können so nur von Tieren oder von fließendem Wasser etwas verbreitet werden. In Wäldern, an Waldrändern, kurz überall dort, wo Ameisen reichlich vorkommen, werden die Samen, die wie alle Myrmekochoren ein ölhaltiges Anhängsel besitzen, welches von den Ameisen verzehrt wird, schnell und zahlreich verschleppt (179). Bei *G. arvensis* ist der Embryo im reifen Samen ein länglicher, ganz ungegliederter, homogener Körper[1]. Die Keimung der Samen geschieht in der für die meisten *Liliaceen* typischen Weise, unmittelbar unter dem Keimblatte entsteht wohl bei allen Arten ein Kranz langer Haare[2]). — (G.)

2. Sektion. *Monophyllos* Pascher.

Bei den zu dieser Sektion gehörigen Arten ist die Zwiebel eiförmig, selten rundlich. Auch hier sind meist 2 grundständige Laubblätter (Gruppe *Fistulosae* Pascher mit *G. fistulosa* und *G. spathacea*) entwickelt, oder es ist nur ein ein-

[1]) W. Hofmeister, Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. 1849. S. 23.

[2]) Th. Irmisch, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Botan. Zeitung. 1863. S. 137—142.



Fig. 182. *Gagea minima.*
Habitusbilder einer großen und einer kleinen Pflanze, 1 : 1; daneben eine junge aus einer Brutzwiebel erwachsene Pflanze, 1 : 1, und ein vergr. Pistill. (Nach Reichenbach.)

zelnes vorhanden (Gruppe *Minimae* Pascher; hierher bei uns nur *G. minima*), im letztern Falle ist das zweite grundständige Laubblatt ganz verkümmert oder auf eine Schuppe reduziert. Jedes dieser Blätter trägt wie bei der vorigen Sektion eine Zwiebel in seiner Achsel und ist nicht mit dem Stengel verbunden. Das unterste stengelständige Laubblatt ist lanzettlich und am Grunde scheidenartig zusammengerollt, schon das nächstobere Blatt und die dann folgenden Hochblätter sind klein.

20. Gagea minima Ker-Gawl. Kleinster Goldstern.

G. minima (Fig. 182) wächst an sehr verschiedenartigen, nur meist nicht an feuchteren Standorten; man findet sie sowohl in Wäldern und grasigen Hainen, als auf Waldwiesen, auch auf Waldwegen, an buschigen Abhängen und Dämmen; meist trifft man sie sehr gesellig. Im Gebiete ist sie nur im östlichen und mittleren Teile verbreitet, aber auch hier sind ihre Standorte meist recht zerstreut oder oft weit von einander entfernt. Reichlich ist die Art in Ost-Schleswig, Ost-Holstein, Ratzeburg, Neuhaldensleben beobachtet worden. Im mittleren und südlichen Gebiete reicht ihr Wohnbezirk etwas weiter west-

lich, so fast bis zum Rheingebiete und bis zur südwestlichen Schweiz, wo sie bis zu 1200 m Höhe beobachtet wurde. Im östlichen Gebiet ist sie aber auch nicht einmal in allen Gebietsteilen bekannt, so nicht in Krain und in den Adriatischen Küstenländern. Außerhalb Mitteleuropas ist *G. minima* nördlich noch auf der Skandinavischen Halbinsel und in Dänemark heimisch, fehlt im ganzen westlichen Europa, bis sie wieder in Italien, auf der Balkanhalbinsel, in Süd- und Mittel-Rußland auftritt, nach Osten ragt ihr Verbreitungsgebiet bis nach Kleinasien, dem Kaukasus und Sibirien.

Die Zwiebel dieser Art (Fig. 183) ist ziemlich klein und von mehreren etwas unregelmäßig gestellten, dünnen, braunen Häuten umgeben (87, S. 25 ff.). Bei schon älteren Zwiebeln, die bereits mehrmals geblüht haben, findet man zwischen diesen Häuten die Reste der ehemaligen Blütenstengel, ein Zeichen, daß es sich dabei um abgestorbene Reste mehrerer Jahrgänge handelt; natürlich sind stets die äußeren am meisten, oft bis zu unkenntlichen Fetzen verwest. Auch die dazu gehörigen Wurzelbüschel sind zum Teil noch erhalten. Zwischen der trockenen Hülle dringen am Grunde die diesjährigen lebenden Wurzeln ziemlich

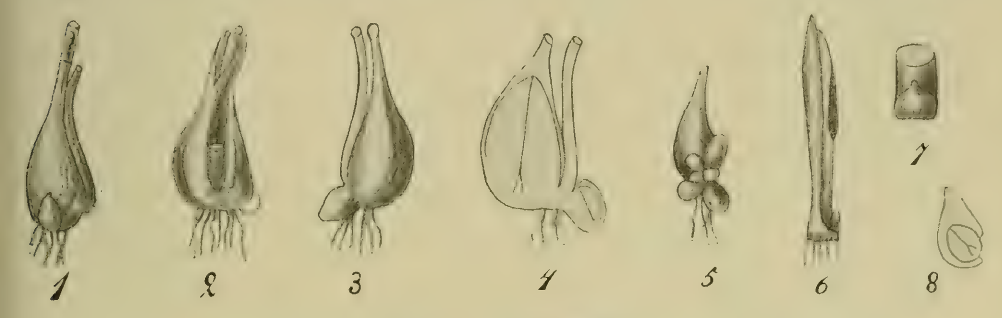


Fig. 183. *Gagea minima.*
1 Zwiebel einer blühenden Pflanze, 1 : 1. 2 Dieselbe von der anderen Seite, 1 : 1. 3 Dieselbe nach Entfernung der Zwiebelhülle, 1 : 1. 4 Dieselbe im Längsschnitt, 1 : 1. 5 Zwiebel mit zahlreichen Brutzwiebelchen, 1 : 1. 6 Junger Sproß nach Entfernung des Nährblattes, unten rechts das rudimentär bleibende Blatt, vergr. 7 Das rudimentäre Blatt von der Fläche gesehen, vergr. 8 Dasselbe mit der jungen Nebenzwiebel im Längsschnitt, vergr. (1—5 nach Raunkiär, 6—8 nach Irmisch.)

zahlreich hervor, die auch hier nicht oder wenig verzweigt sind. Seitlich am Zwiebelgrunde erscheint zu gleicher Zeit eine kleine, etwas länglich - rundliche Zwiebel, die anfangs oft noch von den Zwiebelhüllen verdeckt ist. Unterhalb der trockenen Häute wird die Zwiebel von einer schuppenartigen Hülle umgeben, die außer einer sehr dünnen Haut eine gallertartige Konsistenz zeigt. Diese Hülle umfaßt den Grund des grundständigen Laubblattes, des Stengels und anfangs auch die kleine seitliche Zwiebel, die aber bald hervorbricht; bald nach der Blüte ist von diesem Blatte nur noch die dünne Haut vorhanden, die auch bald verschwindet. Nach der Entfernung der gallertartigen Hülle bemerkt man, daß der Blütenstengel und das grundständige Laubblatt fast frei neben einander stehen und sich leicht auseinander bringen lassen, daß sie also nur ganz am Grunde, am Zwiebelboden miteinander verbunden sind. Der Stengelgrund wie der Blattgrund sind ziemlich derb und bleiben deshalb noch lange erhalten, oberhalb der derben Stelle aber sind sie weich und schlaff und verschwinden nach dem Absterben bald.

Der Grund des einen grundständigen Blattes ist eigenartig scheidenförmig. Der untere Teil der Scheide ist sehr kurz und umgibt den Grund des Blüten-

stengels, der sehr viel größere, etwa schlank kegelförmige obere Teil ist mützenförmig und umfaßt die darin eingeschlossene Hauptzwiebel des nächsten Jahres (Fig. 183, 4). Zwischen beiden Teilen bleibt seitlich am Blütenstengel ein halbmondförmiges Loch, die eigentliche Scheidenmündung, die die Luftverbindung mit der mäßig locker darin liegenden jungen Zwiebel herstellt.

Die in den Scheidenteil des Laubblattes eingeschlossene nächstjährige Hauptzwiebel besteht zur Blütezeit fast nur aus dem rings zylinderartig geschlossenen, schuppenförmigen dicken Nährblatte, welches aber in keiner Weise mit dem Stengel verbunden ist. Innen läßt das Nährblatt einen von einer glänzenden Epidermis ausgekleideten Kanal, an dessen Grunde die kleine, noch wenig ausgebildete, zusammengedrückte Knospe steht. Das Nährblatt, welches das erste Blatt des Achselsprosses, der nächstjährigen Hauptzwiebel in der Achsel des grundständigen Laubblattes darstellt, steht nur bei dieser Art nicht so, daß es mit seinem Mutterblatte streng alternierte, also vor den Blütenstengel zu liegen käme, sondern seitlich um 90 ^{0} gedreht, bald nach rechts, bald nach links; das in das Nährblatt eingeschlossene rudimentäre Blättchen, das künftige grundständige Laubblatt, alterniert regelmäßig mit dem Nährblatte. Es zeigt dies, daß bei der neuen Zwiebel die gesamte Blattstellung gegen die der alten gedreht ist, dadurch kommt auch die obenerwähnte unregelmäßige Anordnung der vorjährigen Reste zustande (87, S. 28).

Die erwähnte, seitlich an der andern Seite des Blütenstengels stehende kleine, fast kugelige Zwiebel hängt nur wenig mit dem Zwiebelboden zusammen, bei unvorsichtigem Herausnehmen der Pflanze bricht sie deshalb auch leicht ab. Diese Zwiebel ist, wie sich auf dem Längsschnitt zeigt, zunächst mit einer derben, ziemlich dicken Haut umgeben, die nur am Zwiebelboden befestigt ist, oben am Blütenstengel eine kleine Öffnung läßt und ein dickes fleischiges Nährblatt einschließt. Dieses Nährblatt ist dem der Hauptzwiebel ähnlich gebaut, in seinem inneren Kanal enthält es noch eine kleine Knospe.

Die Entwickelungsgeschichte dieser Seitenzwiebel läßt einen Blick in die systematischen Verhältnisse der Gattung tun. Wenn man zur Zeit des beginnenden Wachstums der Zwiebeln, also meist im Herbste, wenn die neuen Wurzeln am Zwiebelboden entstehen, das Gebilde untersucht, so zeigt sich, daß das in das Nährblatt zunächst eingeschlossene Laubblatt sich weiter differenziert hat und daß es aus der Spitze des noch derben Nährblattes hervordringt (Fig. 183, 6). Seine kurze Scheide umfaßt nicht nur den sich gleichzeitig entwickelnden Blütenstengel, sondern auch einen dem Laubblatte gegenüberstehenden schuppenförmigen Körper, der von der Fläche breit-rundlich mit kurzer aufgesetzter Spitze erscheint (Fig. 183, 6 u. 7). Auf dem Längsschnitte dieses Körpers, eben der Anlage der jungen Seitenzwiebel, erkennt man (Fig. 183, 8), daß es ein Blattorgan mit ganz kurzer dicker Spitze ist, welches das Nährblatt der Seitenzwiebel ganz ebenso kappen- oder mützenförmig umfaßt, wie es die Scheide des grundständigen Laubblattes mit dem Nährblatte der Hauptzwiebel tut. Die kurze Spitze, die später beim Größerwerden des Gebildes verschwindet, ist also die rudimentäre Blattspreite des zweiten grundständigen Laubblattes (87, S. 29). Nur in sehr seltenen Fällen bei sehr großen Pflanzen wächst die Spitze weiter und zwei grundständige Laubblätter sind vorhanden (var. *robusta* Piotrowski).

Abgesehen von dem durch dieses eigenartige Verhalten erklärten Vorkommen nur eines grundständigen Laubblattes wird auch die scheinbar abweichende Stellung des unteren Stengelblattes klar. Dieses Blatt, welches dem Blütenstande meist genähert und meist 7 oder 8 mm breit ist, dabei mit dem scheidenartig zusammengerollten Grunde den Blütenstengel umfaßt, steht mit seinem Rücken dem grundständigen Laubblatte zugewendet, also vor ihm. Diese Stellung wird dadurch zu einer regelmäßigen, daß eben das zweite mit dem ersten alter-

tierende Laubblatt zu der genannten kleinen Schuppe verkümmert und dann das folgende (das stengelständige Laubblatt) mit ihm alterniert.

Das obere Stengelblatt ist linealisch und den Hochblättern im Blütenstande ähnlich.

Junge noch nicht blühende Zwiebeln, die oft so zahlreich beisammen stehen, daß ihre Blätter kleine Rasen bilden, erzeugen nur ein Laubblatt. In der Scheide desselben steht, da der Blütenstand fehlt, das hier endständig entspringende Nährblatt des nächsten Jahres mit der Knospe in der Mitte; der Aufbau ist also monopodial. Diese Zwiebeln vermehren sich oft sehr stark vegetativ dadurch, daß seitlich am Grunde mitunter eine ganze Gruppe verhältnismäßig großer, 2—3 mm langer kleiner Zwiebeln entsteht (Fig. 183, 5). Sie sind der Nebenzwiebel der blühenden Pflanze ähnlich gebaut (**154**, S. 180).

In der Entwickelung verhält sich das Nährblatt ganz ähnlich wie bei den anderen Arten; es entsteht zunächst als geschlossener Ringwulst, aus dem die Laubblattanlage hervorsieht. Diese wird dann von dem Nährblatt umwachsen und in der geschilderten Weise eingeschlossen.

Der B l ü t e n s t a n d ist doldenförmig zusammengedrängt oder deutlich trugdoldig; die Blütenstiele sind ziemlich lang, sie erreichen meist die 2- bis 3fache Länge der Blüten (Fig. 182). — (G.)

Die vor dem Aufgehen nickenden B l ü t e n von *G. minima* stehen während der Anthese grade oder schräg nach aufwärts gerichtet (Fig. 184). Ihre Perigonblätter

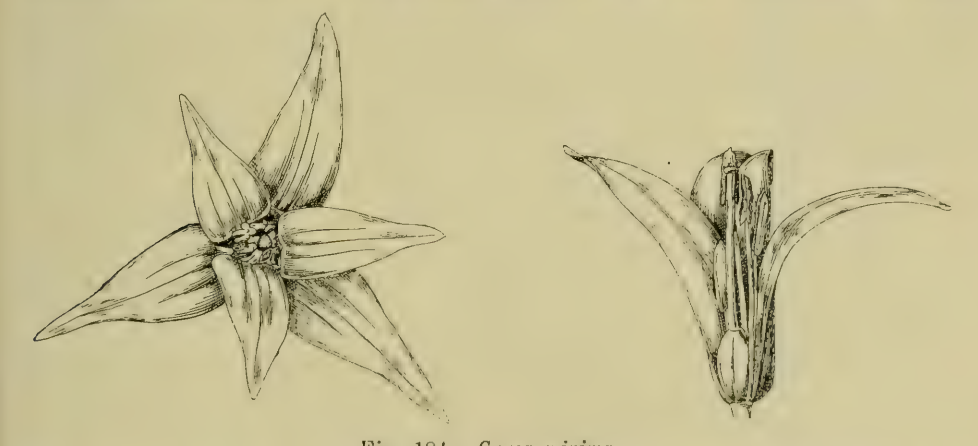


Fig. 184. *Gagea minima.*
Blüte von vorn und von der Seite nach Wegnahme der vorderen Perigonhälfte. 4 : 1.
(Orig. K.)

schließen in ihrem unteren Teil dicht glockig zusammen, sodaß sie dort miteinander eine zylindrische Röhre bilden; in ihrem oberen Teil biegen sie sich so weit auseinander, daß die obere Schaufläche einen Durchmesser von etwa 15 mm hat. Am Grunde sind die Perigonblätter unmerklich sackig, und hier findet man inwendig zwischen ihrer Basis und der des davor stehenden Staubblattes je ein Nektartröpfchen; dieser tiefer als bei den übrigen *Gagea*-Arten geborgene Nektar ist zudem noch durch weiße Flaumhärchen überdeckt, die an den äußeren Perigonblättern sehr spärlich, an den inneren etwas reichlicher ausgebildet sind. Die Perigonblätter sind auf ihrer Innenseite goldgelb mit grünen Längslinien, außen grün mit gelbem Rande; sie haben eine linealisch-lanzettliche Gestalt, sind am Ende zugespitzt, die äußeren 12,5 mm lang, 2 mm breit, die inneren um zirka 1 mm kürzer und etwas schmäler. Die Blüten sind schwach protogynisch; beim

Aufgehen ist die Narbe bereits entwickelt, bald nachher öffnen sich die 3 Antheren des äußeren Staubblattkreises, nachdem sich die Staubfäden gestreckt haben, bedecken sich dabei ringsum mit goldgelbem Pollen und verkürzen sich von 2 auf 1 mm Länge; in derselben Weise folgen die 3 Antheren der inneren Staubblätter, während die Narbe noch empfängnisfähig bleibt. In jungen Blüten ist demnach bei Insektenbesuch nur Fremdbestäubung, bald aber daneben auch Selbstbestäubung möglich. Da der Fruchtknoten $1^1/_2$ mm hoch, der Griffel $6^1/_2$ mm lang ist und die Staubblätter eine Länge von $6^1/_2$—$7^1/_2$ mm haben, so überragt die Narbe gewöhnlich die Antheren etwas; bisweilen stehen aber die beiderlei Bestäubungsorgane sehr nahe beisammen, und in solchen Blüten kann wohl spontane Autogamie stattfinden. Über den Insektenbesuch an den Blüten dieser Art, die kurzrüsselige Insekten offenbar vom Nektargenuß ausschließen, ist leider nichts bekannt. Der Pollen ist (nach **112**) gegen Nässe widerstandsfähig. Beim Verblühen richten sich die Perigonblätter ganz auf und umschließen den heranwachsenden Fruchtknoten. (**174**, K. nach Exemplaren des Hohenheimer bot. Gartens. 9/4, 1907.) — (K.)

Die Frucht ist eiförmig und erreicht meist nicht die Länge der Perigonblätter. Die länglichen Samen sind deutlich gestreift und haben nur ein wenig hervortretendes Anhängsel.

Bastarde sind in der Gattung *Gagea* im allgemeinen selten, was wohl mit der bei den meisten Arten ausgiebigen vegetativen Vermehrung zusammenhängt; aber gerade von *G. minima* sind solche mehrfach beobachtet worden und zwar *G. minima* × *fistulosa* (*G. intermedia* Rchb.) und *G. arvensis* × *minima* (*G. Haeckelii* Dufft.). Der erstere, bereits von Schleicher beschrieben und von Reichenbach abgebildet, ist in den Alpen an einigen Orten gefunden worden, der letztere ist erst in den letzten Jahrzehnten im nördlichen Gebiete in Thüringen und in der Provinz Sachsen festgestellt worden. — (G.)

21. Gagea spathacea Salisb. Scheidiger Goldstern.
22. G. fistulosa Ker-Gawl. (G. Liotardi R. u. Sch.) Röhriger G.

Beide Arten sind durch die meist zu zwei vorhandenen grundständigen Blätter ausgezeichnet, die linealisch bis fast fadenförmig, im Querschnitt halbstielrund, röhrenförmig, oberseits flachrinnig bis flach, nur am Grunde mitunter deutlicher rinnig oder gar etwas flach sind.

G. spathacea (Fig. 185) wächst meist in schattigen humosen Laubwäldern und in feuchten Gebüschen, oft auch in Erlenbrüchen u. s. w., und zeichnet sich durch diese Vorliebe für Feuchtigkeit und Schatten vor der Mehrzahl der anderen Arten aus, die zum Teil ja auch hie und da feucht wachsen, aber nicht für solche Stellen charakteristisch sind. An den geeigneten Standorten ist die Art meist gesellig und in einem Teile des Gebietes in den Küstengegenden der Nord- und Ostsee, findet man sie oft reichlich. Jedoch reicht diese zusammenhängende Verbreitung nicht weit westlich und östlich, denn im angrenzenden Holland und Belgien ist sie ebenso wie in Ostpreußen nur noch an vereinzelten Orten beobachtet. Auch ins Binnenland dringt sie nicht allzu weit vor, sie ist noch bis zum Westerwald in der Rheinprovinz, bis Westfalen, Thüringen und bis zum Königreich Sachsen bekannt. Im übrigen beschränkt sich ihr Verbreitungsgebiet auf Dänemark, das südliche Norwegen und Schweden.

G. fistulosa (Fig. 187) ist sowohl was Standort als was geographische Verbreitung betrifft, sehr von voriger Art verschieden; beide schließen sich absolut aus. *G. fistulosa* wächst an grasigen Orten, auf Triften, an Abhängen u. s. w.; in den Alpen liebt sie stark gedüngte Plätze und findet sich deshalb häufig in der Umgebung der Sennhütten und auf den „Lägern“ der Weiden. War *G. spathacea* im allgemeinen eine nördliche Pflanze, so ist *G. fistulosa* umgekehrt

eine südliche. Bei uns ist die Art nur in den Alpen heimisch, dort aber im ganzen Zuge verbreitet. Meist findet sie sich oberhalb 1200 m und steigt dann bis über 2000 m, im Wallis nach Jaccard sogar bis fast 2500 m. Außerhalb des Gebietes begegnen wir ihr in den Pyrenäen, auf Korsika und in den Zentral-Apenninen; durch nahe verwandte Formen ist sie durch den Orient bis zum Himalaya vertreten.

Der morphologische Aufbau der Zwiebel[1]) (Fig. 186) ist besonders eingehend von Raunkiär (154, S. 176 ff.) untersucht worden; er schließt sich in vielen Teilen dem der *G. silvatica* an, zeigt aber doch beträchtliche Verschiedenheiten. An der blühenden Zwiebel findet man nach Entfernung der braunen Zwiebelhaut und des verschrumpfenden Nährblattes oft eine größere Zahl von Zwiebelchen; es sind in der Achsel des Nährblattes entstandene Vermehrungszwiebeln, deren kleine kugelig oder fast kugelig bis länglich-eiförmig gestaltet sind, oft ist aber eine (selten einige) schon erheblich vergrößert und langgestreckt und trägt dann an der Spitze ein linealisches grünes Laubblatt. Entfernt man diese kleineren Zwiebeln, die sich leicht ablösen lassen und eine sehr ausgiebige Form der Vermehrung darstellen, so bleibt die von der hohen Scheide des unteren grundständigen Laubblattes umschlossene Haupt- mit der gleichfalls in die Scheide eingeschlossenen Nebenzwiebel übrig (Fig. 186, 2 u. 4). Aus der Öffnung der Scheide ragen der Blütenstengel und das zweite grundständige Laubblatt heraus. Teilt man das ganze Gebilde durch einen durch die Mitte beider Blätter gehenden Längsschnitt in 2 Hälften (Fig. 186, 3), so sieht man, daß die Scheide des unteren Laubblattes kappenförmig über die Spitze der Hauptzwiebel gezogen ist und bis fast an den Blütenstengel abwärts reicht.



Fig. 185. *Gagea spathacea.* Habitusbild, 1 : 1. (Nach Raunkiär.)

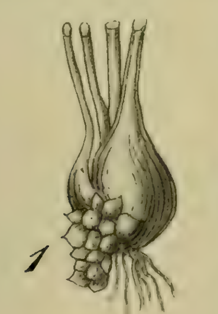








Fig. 186. *Gagea spathacea.*
1 Zwiebel einer blühenden Pflanze mit zahlreichen Brutzwiebelchen, ohne denen eine mit einem grundständigen Blatt. 2 Eine solche ohne Brutzwiebelchen. 3 Dieselbe im Längsschnitt. 4 Dieselbe ohne die Zwiebelhülle. 2 : 1. (Nach Raunkiär.)

[1]) Vgl. auch Th. Irmisch, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Botan. Zeitung. Bd. 21, 1863. S. 139.



Fig. 187. *Gagea fistulosa.* Habitusbild 1 : 1. (Nach Reichenbach.)

Der letztere steht frei auf dem ziemlich geraden Zwiebelboden und ihm gegenüber die Nebenzwiebel, die genau in der gleichen Weise kappenförmig von der Scheide des zweiten oberen grundständigen Laubblattes bedeckt wird. Da der Zwiebelboden gerade nach unten gerichtet erscheint, sitzen auch die Wurzeln bei dieser Art meist mehr oder weniger genau nach unten, nicht stark seitlich angeordnet. Die Haupt- und Nebenzwiebel sind an Dicke sehr von einander verschieden; das Nährblatt der ersteren ist oft fast kugelig angeschwollen und läßt in seiner Mitte nur einen schmalen Kanal mit der eingeschlossenen Knospe für die Blätter und Blüten des nächsten Jahres. Das Nährblatt der Nebenzwiebel ist meist schmal, länglich und um das vielfache kleiner. Die kleinen Vermehrungszwiebeln in der Achsel des Nährblattes sind bis zu 30 an einer Zwiebel beobachtet worden, sie sind von einem scheidenartigen ziemlich derben Blatte umschlossen, welches, wie bemerkt, bei einer, selten bei den 2 kräftigsten, an der Spitze in ein mehr oder weniger verlängertes Laubblatt übergehen kann. Diese Vorkommnisse erklären die Angaben von 3 oder gar 4 grundständigen Laubblättern bei *G. spathacea.* Die Nebenzwiebeln und die Vermehrungszwiebeln kommen meist nicht oder doch nur die kräftigsten von ihnen bereits im nächsten Jahre zur Blüte; meist machen sie eine längere Kräftigungszeit durch, ehe sie blühen. Da, wie bemerkt, die Scheide des unteren Laubblattes (abweichend von *G. silvatica*) auch die des zweiten grundständigen Laubblattes mit umschließt, so entspricht nach Irmisch (87, S. 32) morphologisch das zweite grundständige Laub-

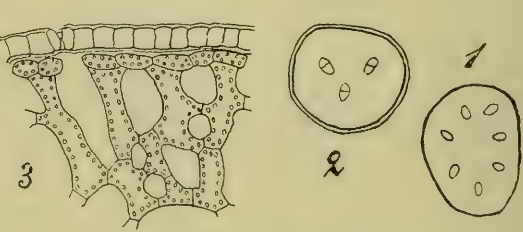


Fig. 188. *Gagea spathacea.* 1 Stengelquerschnitt, 8 : 1. 2 Blattquerschnitt, 15 : 1. 3 Teil eines Blattquerschnittes, 95 : 1. (Nach Raunkiär.)

blatt der *G. spathacea* dem untersten stengelständigen Blatte des Blütenstandes der *G. silvatica*.

G. fistulosa steht nach Irmisch (**87**, S. 31) in der Zwiebelbildung der *G. minima* nahe. Die größere Zwiebel ist mehr rundlich und über ihr bildet auch die Scheide des unteren grundständigen Laubblattes eine mützenförmige Hülle, die an dem Stengel ein kleines Loch erkennen läßt. Die Scheide dieses unteren Laubblattes ist auch hier sehr niedrig. Die Nebenzwiebel auf der anderen Seite des Blütenstengels ist gleichfalls von einer Scheide eingeschlossen, die entweder klein und ohne Spreite bleibt wie bei *G. minima*, oder wie bei *G. spathacea* eine solche als zweites grundständiges Laubblatt entwickelt. Unter der Oberhaut des Nährblattes findet sich auch bei dieser Art eine Lage von starken Bastzellen, die hier besonders lang gestreckt und schmal erscheinen. Auch die Epidermiszellen sind lang und schmal, aber doch 2 bis 3 mal breiter als die mechanischen Zellen (**154**, S. 187).

Der Stengel ist bei unseren Arten meist etwa 1—2 dm hoch und ziemlich schlaff. Sein anatomischer Bau ist dem der übrigen Arten sehr ähnlich, nur ist entsprechend dem feuchten schattigen Standort das mechanische Gewebe meist sehr schwach entwickelt. Nach einigen Lagen grünen Gewebes unter der Epidermis folgt ein Kranz von etwa 7 weit von einander entfernten Gefäßbündeln, innerhalb deren sich nur das Markgewebe ohne mechanische Bündel findet (**154**, S. 190. Fig. 188, 1).

An den grundständigen Blättern von *G. spathacea* fand Raunkiär (**154**, S. 195) auf dem Querschnitte (Fig. 188, 2) nur wenige (etwa 3) Gefäßbündel, die sich ähnlich denen des Stengels kreisförmig anordneten. Das grüne Gewebe besteht zunächst unter der Epidermis aus einer kleinzelligen Lage, an die sich mehr oder weniger in der Medianrichtung des Querschnittes langgestreckte Zellen mit ihren Schmalseiten anlegen, die große Interzellularräume zwischen sich lassen. Letztere stehen in direkter Verbindung mit den Spaltöffnungen (Fig. 188, 3). Das untere stengelständige Blatt ist bei *G. spathacea* etwas von dem Blütenstande entfernt, meist etwa 6 bis 8, seltener bis 9 mm breit und so lang, kürzer oder länger als der Blütenstand. Die Blätter von *G. fistulosa* sind dick, meist 2(—4) cm breit und fleischig, das untere stengelständige ist dem zweiten genähert, aus einem etwa 1 cm breiten Grunde verschmälert. Das obere (zweite stengelständige) Blatt ist bei *G. spathacea* linealisch-lanzettlich und oft nicht viel größer als die ähnlichen Hochblätter des Blütenstands, während es bei *G. fistulosa* meist über halb so lang ist als das untere und diesem ähnlich gestaltet erscheint.

Der Blütenstand ist bei beiden Arten doldenartig und 1—5-blütig, bei *G. fistulosa* mit kleinen Hochblättern. Die Blütenstiele sind bei *G. spathacea* etwa 2 bis 3 mal länger als die Blüten, bei *G. fistulosa* bis 4 mal so lang; bei der ersteren sind sie kahl, bei der letzteren schwach bis dicht zottig behaart. — (G.)

Die Blüten von *G. spathacea* haben länglich-lanzettliche, 11—13 mm lange stumpfe Perigonblätter, die innen goldgelb, außen grün mit gelbem Rande sind. Über die Bestäubungseinrichtung ist nur bekannt, daß sie protogynisch sind und daß die Antheren sich häufig mehr oder weniger unvollkommen ausbilden (**42**). Als Besucher sind 4 verschiedene *Apiden*-Arten beobachtet worden. Die Blütezeit ist April und Mai.

Bei *G. fistulosa*, die an ihren alpinen Standorten erst im Juni und Juli blüht, sind die elliptisch-lanzettlichen Perigonblätter innen goldgelb, außen entweder ganz grün oder mit einem gelben Rande versehen; die äußeren sind ein wenig länger und vielfach auch breiter als die inneren. Sie breiten sich bei sonnigem Wetter zu einem Stern von 25—35, selten bis zu 40 mm aus, und da jedes an seinem Grunde ein Nektartröpfchen aussondert, welches den Winkel zwischen dem Perigonblatt und dem davor stehenden Staubfaden ausfüllt, so

wird ihnen so reichlicher Insektenbesuch zu teil (meistens von Fliegen, doch auch von *Hymenopteren*, namentlich Schlupfwespen, von Schmetterlingen, kleinen Käfern und Blasenfüßen), daß zahlreiche Bestäubungen vollzogen werden müssen. Diese sind teils autogam, teils allogam, weil die Blüten entweder schwach protogynisch oder homogam sind. Gewöhnlich ist die Narbe schon vor dem Aufgehen der Blüte in der Knospe entwickelt und die länglichen Staubbeutel platzen erst einige Zeit nach der Blütenöffnung; vor dem Aufspringen wird die Narbe von den Antheren etwas überragt, nach dem Aufspringen stehen die Narben meist etwas höher als jene. Zuerst springen die Antheren des äußeren Kreises auf, deren Filamente etwas länger sind als die inneren, bedecken sich ringsum mit Pollen und schrumpfen dabei von 4—5 auf $1^1/_2$—2 mm zusammen, nachher folgen in derselben Weise die Antheren der inneren Staubblätter, die untereinander häufig von ungleicher Länge sind. Bei kühler Witterung und nachts öffnen sich die Blüten nur wenig, dabei kommen die geöffneten Antheren häufig mit den Narben in Berührung, und es tritt leicht spontane Selbstbestäubung ein (**145**, **169**). — Sehr häufig wird der Blütenstand durch ein dicht gedrängtes Köpfchen aus sehr kleinen Brutzwiebelchen von rötlicher Farbe ersetzt, das wie eine Erdbeere zwischen den Hochblättern sitzt und einer sehr ausgiebigen vegetativen Vermehrung dient (Fig. 189). In den Pyrenäen beobachtete J. Bouget[1]), daß *G. fistulosa* an ihren normalen Standorten in ca. 2000 m Höhe gut entwickelte Blüten bildet, in eine Höhe von nur 280 m versetzt produzierte sie im 1. Jahre gar keine Blüten, sondern nur Brutzwiebelchen; bei 2000—2600 m Höhe wurden Übergangsformen von der normal blühenden zu einer kleinen gefunden, die nur 2 schmale grundständige Blätter hatte und Häufchen von Brutzwiebelchen an deren Grund aufwies.



Fig. 189. *Gagea fistulosa.* Ein Exemplar vom „Läger" (überdüngter Lagerplatz des Viehs) bei der Sennhütte der Fürstenalp bei Chur, 1780 m ü. M. Die kugelige Anhäufung von kleinen Bulbillen lag dicht über der Erde und war rot gefärbt; an andern Exemplaren war der Stengel 3—4 cm lang, und die Bulbillenkugel hoch über dem Boden. 1:1. (Orig. Schröter).

Beide Arten setzen nur wenig Samen und Früchte an, was jedenfalls mit der reichlichen Vermehrung durch Zwiebelchen zusammenhängt (**142**, **169**). — (K.)

3. Sektion. *Tribolbodae* Neilr.

23. Gagea pratensis Roem. u. Schult. Wiesen-Goldstern.

Die Art ist auch unter dem Namen *G. lutea* (Willd.) Duby bekannt, noch mehr vielleicht als *G. stenopetala* (Fries) Reichenb. Sie ist inbezug auf ihren Standort sehr wechselnd; man findet sie in den verschiedensten Vegetationsformationen. Wohl am häufigsten trifft man sie auf Äckern und an sonnigen Hügeln, dann auch auf Grasplätzen und Wegrändern, unter Hecken und an Zäunen, seltener aber in Wäldern und zwar sowohl in Laub- als in Nadelwäldern.

[1]) Sur les variations morphologiques du Gagea Liottardi suivant l'altitude. Assoc. Fr. Avanc. Sc. Congrès de Lille. 1910. S. 545—549.

Ihr Auftreten ist auch insofern verschiedenartig, als man sie bald einzeln, bald in Gruppen bei einander findet. Auf Äckern wird sie oft so zahlreich, daß sie ein lästiges Unkraut darstellt. Im größten Teile des Gebietes ist die Art verbreitet, in anderen aber wieder selten, so z. B. im nordwestdeutschen Flachlande und in der Schweiz, oder sie fehlt auf weite Strecken, z. B. in Württemberg, Nord-Tirol, Kärnten, Krain u. a. Auch in ihrer Höhenverbreitung ist sie sehr beschränkt, so ist sie beispielsweise in Süd-Tirol nur bis zu 500 m beobachtet worden. — Außerhalb des Gebietes kommt *G. pratensis* durch den größten Teil von Europa vor, sie fehlt indessen schon im nördlichen Rußland, in Skandinavien, auf den Britischen Inseln, im größten Teile von Frankreich und fast ganz auf der Iberischen Halbinsel. Außerhalb Europas ist sie nur noch in Kleinasien bekannt.

Der Zwiebelbau dieser Art bietet besonderes Interesse und ist deshalb von verschiedenen Autoren genau untersucht worden. Schon Irmisch gibt (87, S. 37 ff.) eine ausführliche Schilderung, dann weiter Horn (91[1]) und Raunkiär (**154**, S, 182 ff.). Betrachtet man eine blühende Pflanze, so fallen (Fig. 190, 1) außer der vorjährigen Zwiebel, die in eine dunkle derbe kräftige braune Hülle eingeschlossen erscheint, und aus der der Blütenstengel und das eine nur allein vorhandene grundständige Laubblatt hervorwachsen, noch 2 verschieden große, meist schräg abwärts gerichtete deutlich gestielte, etwa dick keulenförmige Gebilde auf, zwischen denen, abwärts gerichtet, das diesjährige Wurzelbüschel steht. Untersucht man zunächst die dunkle Zwiebelhülle, so findet man, daß ihre Spitze sehr derb und fest, fast holzig ist und deutliche Reste vorjähriger Wurzeln erkennen läßt. Die Hülle besitzt seitlich einen Spalt, aus dem Stengel und Grundblatt herauskommen. Entfernt man diese kräftige Hülle, so sieht man das Nährblatt der Zwiebel, welches jetzt, zur Blütezeit, schon völlig ausgesogen und verschrumpft erscheint; es ist nur noch mit einer gallertigen Masse erfüllt. Entfernt man auch dieses, so wird der morphologische Aufbau der neuen Zwiebelgebilde klar. Die Scheide des einzigen grundständigen Laubblattes umgibt am Grunde des Stengels, an dem (am „Zwiebelboden") die beiden jungen Zwiebelgebilde angeheftet sind, diese beiden; sie ist dort zu 2 großen Säcken erweitert, der eine derselben ist derb und dickwandig, er umgibt das größere der beiden Gebilde, der andere ist sehr dünn und zart und umschließt die kleinere Zwiebel als eine feine hinfällige Haut. Der die größere Zwiebel umschließende Scheidenteil trocknet später ein und wird dann zu der oben beschriebenen kräftigen Hülle für die im nächsten Jahre blühende Zwiebel. Am deutlichsten erkennt man dieses Verhältnis auf dem Längsschnitt, der Blatt, Stengel und die beiden Zwiebeln halbiert (Fig. 190, 6). Die größere der beiden Zwiebeln stellt sich als das der Hauptzwiebel bei den früher besprochenen Arten analoge Gebilde heraus, sie ist ebenso wie diese ein Achselprodukt des grundständigen Laubblattes; nur in der Lage ist sie abweichend. Der Scheitel der Knospe liegt tiefer als die Ursprungsstelle der Zwiebel; die Grundachse der Zwiebel, der Zwiebelboden, erscheint dadurch also seitlich abwärts verlängert und trägt die Hauptzwiebel, die mit ihrer Spitze etwa sich dem Grunde des Blütenstengels oder dem Grunde der jetzt blühenden Zwiebel anlegt. In der Hauptsache wird die Zwiebel auch bei dieser Art von dem dicken Nährblatte ausgefüllt, welches im größten Teil des Umfangs mit der unteren Verlängerung des Zwiebelbodens bezw. mit der sackförmigen Erweiterung der Blattscheide verbunden erscheint. Nur unter dem Grunde der Mittelnerven des grundständigen Laubblattes ist die Oberfläche des Nährblattes frei (Fig. 190, 6).

---

[1]) Vergl. auch: Zur Morphologie der sogenannten Wurzelzwiebeln bei *Gagea stenopetala* Rchb. im Archiv der Pharmacie 3. Reihe, Bd. 1, S. 60—64.



Fig. 190. *Gagea pratensis.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Tracht der unteren Teile bei Vorhandensein einer stengelständigen Zwiebel, 1 : 1. 3 stengelständige Zwiebel, etwas vergr. 4 Tiefstehende stengelständige Zwiebeln, 1 : 1. 5 Zwiebeln von einer blühenden Pflanze, etwas vergr. 6 Dieselben durchschnitten, vergr. 7 Beginn der Zwiebelbildung am Stengelgrund, vergr. 8 Dasselbe durchschnitten, vergr. 9 Dasselbe etwas weiter fortgeschritten, Nährblatt durchschnitten, vergr. 10 Stengelständige Zwiebel, durchschnitten, vergr. 11 Querschnitt durch ein Laubblatt einer älteren Pflanze, 15 : 1. 12 Querschnitt durch ein Laubblatt einer jungen Pflanze, 15 : 1. 13 u. 14 Frucht mit und ohne Perigonblätter, 1 : 1. 15 Stengellose Pflanze, 1 : 1. (1 Orig., 3, 5—10 nach Irmisch, 2, 4, 11, 12 nach Raunkiär, 13—15 nach Reichenbach.)

Gerade an dieser Stelle sieht man den flachen Kanal nach außen münden, der wie bei den anderen Arten die Zwiebel durchzieht, bezw. die innere Oberseite des Nährblattes darstellt. Auch hier sitzt am Grunde des Kanals die Knospe für das nächste Jahr, die Anlagen für die nächstjährigen Laubblätter oder der Blütenstengel.

Besonders eigenartig ist der Bau der zweiten, der Nebenzwiebel, namentlich da kein zweites grundständiges Laubblatt vorhanden ist, als dessen Achselprodukt sie anzusehen wäre. Wir sahen schon, daß die eine sackartige Erweiterung der Scheide des grundständigen Blattes auch diese zweite Zwiebel mit einer feinen Haut überzieht; diese ist aber sehr leicht ablösbar und wird auch sonst leicht zerstört. Unterhalb derselben bemerkt man eine weitere und zwar die der Hauptzwiebel entsprechende derbe Hülle. Diese ist genau der der Hauptzwiebel ähnlich gebaut und auch in derselben Weise mit ihr verbunden. An der Seite (oben), wo der das Innere der Zwiebel durchsetzende, die jungen Blattanlagen enthaltende Kanal unter der Hülle in der flachen Spalte endigt, ist auch hier die Hülle frei und nicht mit den Nährblättern der Zwiebel verbunden. Ebenso setzt sich die freie Fläche nach oben in einen Kanal fort, der nun aber nicht am Grunde des Blütenstengels frei in eine Blattscheide endet, sondern sich scheinbar innerhalb des Blütenstengels als feine Röhre nach oben verlängert. Erst dort, wo das unterste unter dem Blütenstande etwas entfernt stehende Stengelblatt von dem Blütenstengel sich trennt, läßt es in seiner Achsel die Öffnung dieses Kanals erkennen. Da dieses Laubblatt nun deutlich mit dem grundständigen alterniert, so ist die Deutung klar, daß es mit dem zweiten grundständigen Laubblatt der anderen Arten morphologisch identisch ist, daß es aber, nur den in seiner Scheide verlaufenden Kanal freilassend, mit dem Blütenstengel auf ein größeres Stück, öfter bis fast 1 dm verbunden bleibt.

Außer der Haupt- und Nebenzwiebel finden sehr häufig noch andere Zwiebelbildungen statt, fast regelmäßig z. B. die folgende: Entweder dicht oberhalb der beiden unteren Zwiebeln oder mehr oder weniger weit am Blütenstengel in die Höhe gehoben steht eine dritte, sehr viel kleinere Zwiebel, die, wie aus der Ähnlichkeit ihres Verhaltens zu schließen ist, ein Achselprodukt des nächstoberen am Stengel stehenden Blattes darstellt. Auch von ihr aus läuft ein Kanal bis zu der scheinbaren Achsel, bis zu der Stelle, wo die Blattfläche sich vom Stengel trennt (Fig. 190, 2 u. 10). Der Kanal ist danach bald kürzer, bald länger. Die Stellung dieser oft kugeligen, aber auch mitunter länglichen Zwiebel zur Achse des Blütenstengels ist meist die gleiche wie bei den übrigen Zwiebeln, ihm schräg zugeneigt; mitunter kehrt sich diese kleinere Zwiebel aber auch um ca. 90° herum, so daß der Kanal im Nährblatte schräg abwärts auf den Stengel zugeneigt, die Kanalöffnung also unten ist. In der Stellung und auch im Gefäßbündelverlauf verhält sie sich in diesem Falle also genau einer umgewendeten Samenanlage analog. — Der die kleine Zwiebel einschließende sackartige Scheidenteil ihres Ursprungsblattes stellt öfter einen grünlichgelben krustigen Überzug dar.

Bald nach der Blütezeit, zur Fruchtreife, stirbt das grundständige Blatt und auch der Blütenstengel ab; dadurch werden die Zwiebeln getrennt. Die kleinere obenstehende kommt, sofern sie am Stengel in die Höhe gehoben war, auf den Erdboden zu liegen. Der die Haupt- und Nebenzwiebel verbindende Stengelgrund bezw. Zwiebelboden schrumpft ein und läßt die Zwiebeln frei. Ein Stück des Zwiebelbodens mit einem Teile der Wurzelfasern bleibt an der Hauptzwiebel hängen (vgl. oben) und die die Zwiebeln einschließenden Scheidenteile der Blätter trocknen zu der trocknen krustigen Hülle ein. In diesem Zustande überdauern, ohne wesentliche Veränderung, die Zwiebeln den Som-

mer. Die Knospe im Kanal des Nährblattes hat sich etwas weiter entwickelt, man erkennt bereits die wichtigsten Teile der nächstjährigen oberirdischen Organe. Um das zukünftige grundständige Laubblatt ist die Scheide ausgebildet, die das ganze übrige Gebilde, das zweite Blatt und die Anlage des Blütenstandes umfaßt. Das Stengelglied zwischen dem grundständigen und dem zweiten Blatte ist noch nicht vorhanden. Aus dem Grunde der jungen Pflanze entspringen dann bei Weiterentwickelung die Wurzelfasern und durchbrechen das Nährblatt, welches mehr und mehr zu schwinden beginnt. Zugleich wachsen die Laubblätter aus dem durch die Schrumpfung erweiterten Kanal hervor. Die blattachselständigen Knospen, aus denen Haupt- und Nebenzwiebel für das folgende Jahr werden, entwickeln sich bei dieser Art schon sehr früh. Indem sie den unteren Scheidenteil ihrer Ursprungsblätter in der beschriebenen Weise sackartig erweitern, durchbrechen auch sie das Nährblatt sehr bald seitlich. Zunächst ist an ihnen das künftige Nährblatt als geschlossener Ringwulst angelegt, aus dem die Anlage des grundständigen Laubblattes herausragt. Abweichend von den übrigen Arten der Gattung ist aber gleich von Anfang an die Stellung der Knospen zur Ursprungsachse, sie stellen sich nicht parallel oder doch nach oben gerichtet, sondern bilden mit ihr einen stumpfen Winkel. Der spätere Kanal ist also nicht aufwärts, sondern schräg abwärts bis fast abwärts gerichtet. Bei ihrer weiteren Vergrößerung wächst nun die untere Seite der Knospe bezw. des zukünftigen Nährblattes mit seinem angewachsen bleibenden Boden (der Ansatzstelle) stärker als die obere und verlängert sich stark abwärts, nimmt dadurch die Knospe (mit den Blattanlagen) mit nach unten und kehrt dadurch den Kanal allmählich um, so daß er in der anfangs beschriebenen Weise aufwärts oder schräg aufwärts (wie in Fig. 190, 6) gegerichtet ist.

Die Nebenzwiebel ist oft der Hauptzwiebel in fast allen Teilen gleich gestaltet, nur kleiner; oft kommt sie schon im ersten Jahre zur Blüte. Ist das indessen nicht der Fall, so entwickelt sie, wie alle schwächeren Zwiebeln, nur das eine grundständige Laubblatt. Mitunter sind in diesem Falle, wie bei *Tulipa*, die Blüten rudimentär angelegt, kommen aber nicht weiter zur Ausbildung. Das zweite und dritte Laubblatt sind zwar gleichfalls stets angelegt und auf dem Querschnitt deutlich erkennbar, bleiben aber in frühen Stadien stehen. In der Achsel des grundständigen Laubblattes kommt dann in normaler Weise die gestärkte nächstjährige Zwiebel zur Ausbildung, auch in den Achseln der übrigen rudimentär bleibenden Blätter finden sich meist Anlagen zu Zwiebeln, die aber sehr oft verkümmern. Kräftigere Zwiebeln haben sich nach einem Jahre bis zur Blühfähigkeit gestärkt, kleine brauchen dazu mehrere Jahre. An ungünstigen Stellen, z. B. am Grunde alter Bäume, auf und an Straßen u. ä., oder auch, wenn die Zwiebeln zahlreich dicht gedrängt neben einander stehen, verharren sie oft viele Jahre im Zustande der Jugend, ohne zu blühen, mit sehr zahlreichen mitunter fast gras- oder rasenartig im Frühjahr den Boden bedeckenden Blättern.

Mißbildungen des Stengels beobachtete Wirtgen (201, S. 367) mehrfach. So fand er den Stengel so verkürzt, daß das grundständige Blatt die Stengelblätter scheidenförmig umfaßte; in der Achsel zwischen Stengel und Grundblatt erschien ein Knäuel von Brutzwiebeln; das unterste Stengelblatt war mit dem Stengel bis zum Grunde verbunden, der Stengel also dadurch geflügelt. Ferner fanden sich zwei Stengel an einer Zwiebel mit nur einem grundständigen Blatte, vom einen Stengel war das unterste Blatt bis zum Grunde herabgerückt, der Stengel gedreht. Ein Blütenstand trug unter dem untersten Laubblatte und ihm gegenüber eine gestielte Brutzwiebel. (86, S. 1, t. XVII, Fig. 25—31).

Die Gestalt der Blätter ist einigermaßen wechselnd. Das grundständige Laubblatt ist meist breit-linealisch, bis über 5 mm breit und scharf gekielt. Es ist meist deutlich nach beiden Seiten verschmälert. Meist ist es wie der Stengel ziemlich schlaff, seltener mehr oder weniger stark aufgerichtet. Auf dem Querschnitt zeigen sich etwa mitten zwischen der Ober- und Unterseite eingelagert eine Anzahl von Gefäßbündeln, meist etwa 7 bis 8, deren mittlerer, der Mittelnerv, nicht sehr erheblich größer erscheint (Fig. 190, 11). An jungen, nicht blühenden Pflanzen ist das grundständige Blatt sehr viel schmäler und meist deutlich nach oben rinnig zusammengefaltet; bei ihnen ist die Zahl der Gefäßbündel viel geringer, meist sind deren nur 5 kleine vorhanden (Fig. 190, 12). Die Stengelblätter sind zumeist dem Blütenstande genähert oder das untere ist etwas entfernt, die beiden unteren sind meist linealisch; bei der Rasse *pomeranica* Ruthe ist das untere spatelförmig und umfaßt mit breitem eiförmigen Grunde das vierte Blatt und die Blütenstiele, es ist weniger lang zugespitzt und meist kürzer als der Blütenstand, auch erscheint es weniger bewimpert als die Stengelblätter des Typus, die auch meist den Blütenstand überragen. Das oberste Blatt ist dann erheblich kürzer, meist auch kürzer als die Blütenstiele, oft nur halb so lang, aber sonst den anderen ähnlich gestaltet.

Der Blütenstand ist doldenartig, meist 1—5blütig und steht auf einem 10—20 cm langen Stengel; selten ist dieser so stark verkürzt, daß er nicht oder kaum aus dem Boden hervorragt und also alle Blätter sowie die Blüten grundständig erscheinen (var. *simplex* Becker). Diese Form entsteht an sehr trockenen Orten und besonders auf Wegen, bleibt aber nicht konstant und ist wohl sicher stets auf äußere Einflüsse zurückzuführen. — (G.)

Bereits im Herbst tritt der Lichtsproß aus der Zwiebel und überwintert nackt in der Erde; das Wurzelblatt umschließt den Stengel und den Blütenstand nebst den zugehörigen Laubblättern dadurch, daß seine Ränder zusammengefaltet und etwas eingerollt sind. Dieses grundständige Blatt besitzt eine kegelförmige und kapuzenartige Spitze von knorpeliger Beschaffenheit, schützt dadurch den Blütenstand gegen das Eindringen von Erdpartikeln und kann leichter aus dem Erdboden emporwachsen. Der Blütenstand wird außerdem noch von den Stengelblättern vollständig eingeschlossen, deren unterstes und längstes zusammengefaltet ist und eine abgeplattete, etwas säbelförmig gekrümmte Spitze hat. Im Frühjahr streckt sich das Wurzelblatt und der Stengel an ihrem Grunde und werden dadurch in die Höhe geschoben, wobei die Spitze des Wurzelblattes als „Bohrspitze“ den Weg bahnt. Wenn die Lichtsprosse über die Erde hervortreten, sind sie entweder noch vom Wurzelblatt umschlossen, oder dieses hat sich infolge des Wachstumes der übrigen Teile vom Blütenstande getrennt, dessen Emporkommen dann durch das unterste Hüllblatt vermittelt wird. (5). Die Blütenstiele sind kahl und sehr lang, bei der Rasse *pomeranica* etwa doppelt so lang wie die Blüten; zur Blütezeit stehen sie aufrecht.

Die innen sattgelben Perigonblätter der Blüten sind auf der Außenseite durch einen vorspringenden Nerven fast gekielt und grün, an der Spitze oft schmutzig rötlich, haben eine lineal-längliche, an der Spitze stumpfliche Gestalt, eine Länge von 12—15, eine Breite von 2—3 mm; bei der Rasse *pomeranica* sind sie nur etwa 3—4mal länger als breit, mit kurz abgerundeter Spitze, außen oft rotbräunlich überlaufen; eine besonders großblütige Form ist die niedriger bleibende var. *Schreberi* Rchb. Die Staubblätter sind 9—11 mm lang und haben länglich-eiförmige Antheren; die Pollenkörner sind (**208**) goldgelb, fast brotförmig, bis 90 μ lang und 37 μ breit, gegen Nässe (**112**) widerstandsfähig. Die Blüten öffnen und schließen sich periodisch, das Schließen erfolgt nach 5 Uhr nachmittags; ihre Blütezeit fällt in den März und April. Ihre Bestäubungseinrichtung ist der von *G. silvatica* ähnlich, mit der sie auch in der Protogynie übereinstimmen; sie

werden von *Apiden* besucht, können sich aber beim Schließen der Blüte autogam bestäuben. (**118**; **208**; Kerner, Manuskr.) — (K.)

Die Frucht ist eine längliche Kapsel, die nach oben nicht oder kaum verbreitert ist.

4. Sektion. ***Monobolbidae*** Neilr.

24. Gagea silvatica Loud. (G. lutea [L. z. Th.] Ker-Gawl.) Wald-Goldstern.

25. G. pusilla R. u. Sch. Kleiner G.

Von den beiden bei uns einheimischen Arten dieser Gruppe hat die erstere wohl am meisten und am längsten den ja auch auf andere Arten bezogenen Namen *G. lutea* getragen und sie wird noch jetzt oft so bezeichnet.

G. silvatica wächst meist in schattigen Wäldern und in Gebüschen, auch in alten Gärten und Parks; seltener findet man sie an Wegrändern und auf Hügeln. Sie bevorzugt lehmigen und humosen Boden. Im größten Teile des Gebiets ist *G. silvatica* nicht selten, sie fehlt indessen auf den Nordseeinseln und ist auch im nordwest-deutschen Flachlande meist selten. In den Gebirgen steigt sie verhältnismäßig hoch, so ist sie im Wallis bis zu 1700 m, in Tirol bis zu 1600 m beobachtet worden. Außerhalb Mitteleuropas ist *G. silvatica* durch den größten Teil Europas verbreitet, fehlt indessen im nördlichen Rußland und Skandinavien, sowie in Irland; auf der Iberischen Halbinsel und der Balkanhalbinsel ist sie nur im nördlichen Teile verbreitet und auch nicht auf Korsika und Sardinien gefunden worden. Außerhalb Europas ist die Art noch aus dem Kaukasus und aus Sibirien bekannt.

G. pusilla wächst gleichfalls an waldigen Orten, liebt aber auch steiniges Gelände, sie berührt unser Gebiet nur im äußersten Südosten. Früher kam sie noch bei Regensburg vor und war auch aus Böhmen angegeben, jetzt ist sie bekannt aus dem südlichen Mähren, Nieder-Österreich, Steiermark, Kärnten, aus dem Küstenlande und Istrien. Außerhalb des Gebietes ist *G. pusilla* fast über die ganze Balkanhalbinsel, westlich bis Kroatien verbreitet, dann in Süd-Rußland, dem Kaukasus, Kleinasien, Turkestan, der Dsungarei und im Altai.

Die Keimung der Samen von *G. silvatica* ist durch Irmisch[1]) eingehend untersucht worden. Gleich nach der Reife ausgesäte Samen blieben während des ganzen Sommers und Winters unverändert liegen und keimten erst im nächsten Frühjahr; einige Keimpflanzen waren schon Anfang Februar vorhanden. Die meisten Keimpflanzen erhoben sich mit dem Kotyledon, von dem schon die Samenschale abgestreift war, einige mm über den Boden. Das Keimblatt besaß eine Länge von 12—25 mm (Fig. 191,11) und hatte eine hakig gekrümmte, schwach keulenförmige Spitze, die weißlichgrün und stumpf war; sie hatte offenbar die Aufgabe gehabt, das Nährgewebe aufzusaugen. Der ganze untere Teil war lebhaft grün. Das Blatt ist 4kantig und läßt an einer Kante eine flache Furche, die Blattoberseite, erkennen; das innere parenchymatische Gewebe wird von einem zentralen Gefäßbündel durchzogen (Fig. 191,13). Am Grunde der Vorderseite zeigt das Keimblatt einen schmalen Spalt (Fig. 191,14) der Scheide, die unten geschlossen ist. Innerhalb dieser Scheide entwickelt sich eine Knospe, durch welche die Scheide etwas erweitert wird und die zunächst ein scheidenförmiges dickfleischiges Blatt von der Art der Nährblätter einer Nebenzwiebel hervorbringt; in dessen kanalartiger Höhlung liegt die kleine Knospe für das nächstjährige Laubblatt usw. (Fig. 191,15). An der Keimpflanze ist eine dünne unverzweigte Hauptwurzel vorhanden, die sich schon frühzeitig mit zahlreichen

[1]) Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Botan. Zeitung. Bd. 21, 1863. S. 138.

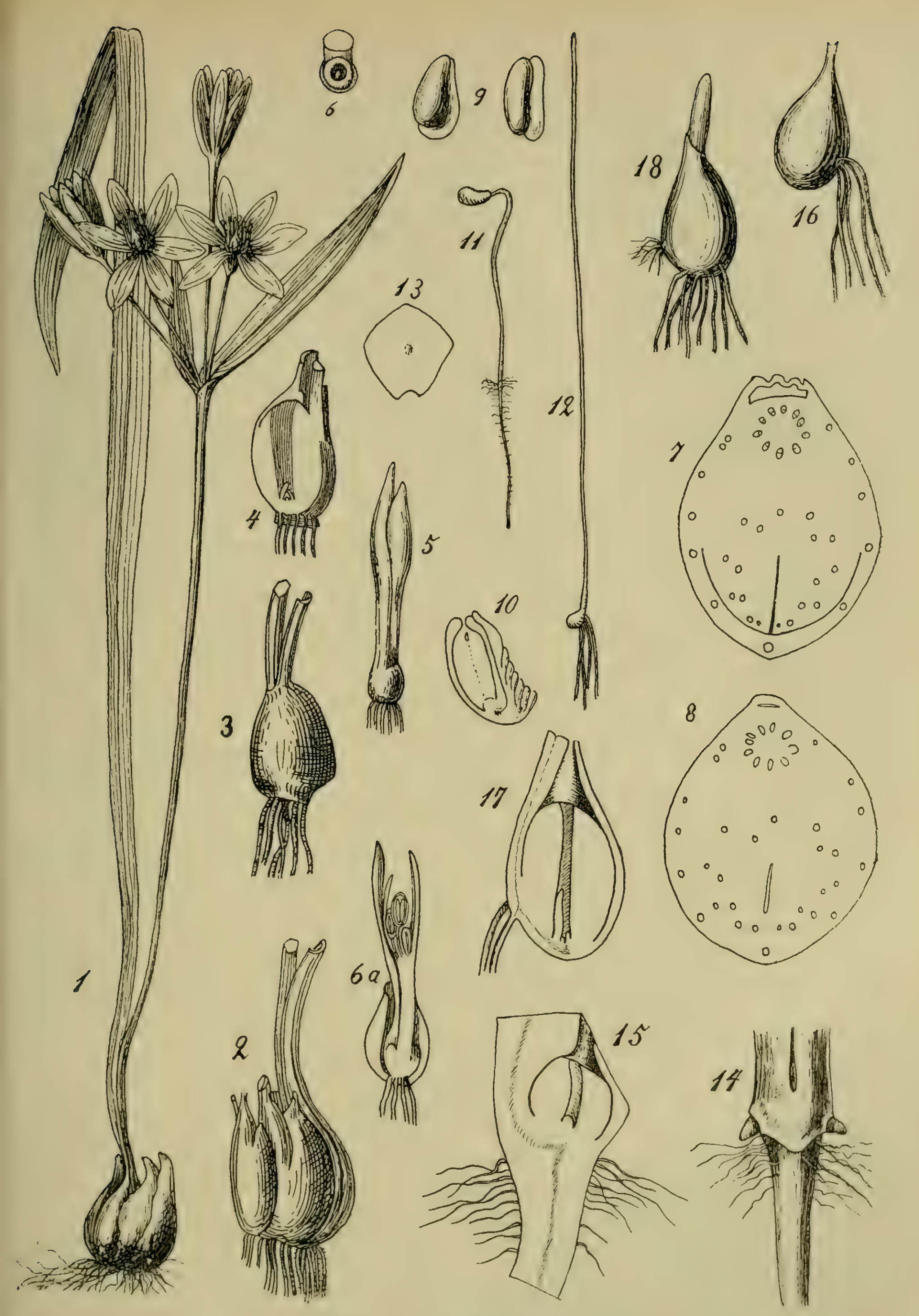


Fig. 191. *Gagea silvatica.*

1 Habitusbild, 1:1. 2 Zwiebel zur Blütezeit, 1:1. 3 Dieselbe nach Entfernung der Zwiebelhüllen und des diesjährigen Nährblattes, 1:1. 4 Dieselbe im Längsschnitt, 1:1. 5 Anlage von Blättern und Blütenstand bei Beginn der Frühjahrsentwicklung, etwas vergr. 6 Anlage des Nährblattes fürs nächste Jahr, stärker vergr. 7 Querschnitt durch den obersten Teil einer neuen Zwiebel Anfangs April, die Gestalt von Kanal und Blattscheiden zeigend, 15:1. 8 Dieselbe Zwiebel tiefer durchschnitten, 15:1. 9 Zwei Samen mit ihren Anhängseln, ca. 2:1. 10 Längsschnitt des Samens, 4:1. 11 Junge Keimpflanze zu Anfang Februar, 1:1. 12 Aeltere Keimpflanze Mitte April, 1:1. 13 Querschnitt des Keimblattes, ca. 10:1. 14 Scheidenspalt des Keimblattes, Hauptwurzel und Beginn der ersten Nebenwurzeln, ca. 10:1. 15 Dasselbe im Längsschnitt mit der Anlage der jungen Zwiebel, ca. 15:1. 16 Eine junge Zwiebel, ca. 4:1. 17 Dieselbe im Längsschnitt, ca. 5:1. 18 Dieselbe Pflanze im nächsten Jahre, zwei Jahrgänge Wurzeln zeigend, ca. 4:1. (1 nach Reichenbach, 2—6, 9—18 nach Irmisch, 7, 8 nach Raunkiär.)

Wurzelhaaren bedeckt; bald entstehen auch Nebenwurzeln, von denen je eine aus der jungen Zwiebel rechts und links durch die Scheidenwand hervorbricht (Fig. 191,14). Später verlängert sich das Keimblatt meist erheblich, mitunter bis auf ca. 8 cm, wobei sich die hakenförmige Spitze verliert, die früher abstirbt als der untere Teil. Die eiförmige junge Zwiebel, die etwa die Größe eines Hirsekornes erreicht hat, ist etwas bauchig abwärts gewachsen, sodaß die Haupt- und Nebenwurzeln seitlich zu stehen kommen (Fig. 191,16). Außer den beiden ersten Nebenwurzeln entwickeln sich noch 2 zwischen ihnen stehende; mitunter sah Irmisch eine oder mehrere davon aufwärts an die Zwiebel gewachsen. In dem Kanal des Nährblattes hat sich jetzt deutlich ein verlängertes zukünftiges Laubblatt ausgebildet, dessen Rücken entsprechend der normalen Alternanz (Keimblatt — Nährblatt — Laubblatt) vor dem Keimblatt steht, während der Vegetationspunkt von diesem abgewendet ist (Fig. 191,17). Der Längsschnitt läßt deutlich den Gefäßbündelverlauf von der Hauptwurzel abwärts bis zum Vegetationspunkt erkennen. Ende April stirbt das Laubblatt ab und schwindet bis auf seinen untersten scheidenförmigen Teil, der als trockene Haut die Zwiebel umgibt und oben in ein kurzes fadenförmiges Stück ausläuft.

Im folgenden Herbst beginnt das junge Laubblatt sich zu strecken, um im Frühjahr über dem Boden zu erscheinen; am Grunde der Zwiebel brechen bis zu 8 Wurzeln hervor, die also deutlich tiefer stehen als die des Vorjahres (Fig. 191, 18). Die Scheide des gleichfalls kantigen Laubblattes wird wie die des Vorjahres durch das neue Nährblatt auf der Seite des Scheidenspaltes, also auf ihrer Bauchseite, aufgetrieben, und dieses Verhalten setzt sich fort, bis eine Stengel- und Blütenbildung stattfindet: dann wird, wie auch bei den übrigen Arten, die Rückenseite der Scheide aufgetrieben (Fig. 191,7).

Die Zwiebel der *G. silvatica* (Fig. 191, 1—4) ist die größte unter den einheimischen Arten, auch viel größer als die der *G. pusilla*, die im Aufbau im wesentlichen übereinstimmt. Die von *G. silvatica* (87, S. 20 ff.), namentlich die ältere, die schon bei äußerlicher Betrachtung die Nebenzwiebel vermissen läßt, ist von mehreren bräunlichen vertrockneten Hüllen umgeben, die leicht abblättern und als die Reste mehrerer Jahre zu erkennen sind. Natürlich sind die äußersten am stärksten verwittert. Man kann leicht noch die Reste der bei dieser Art recht derben Stengel und mehrere Jahrgänge von Wurzeln unterscheiden. Beide, sowohl Stengel- als Wurzelreste stehen stets nach der dem grundständigen Laubblatt entgegengesetzten Seite der Zwiebel, hintereinander. Unter den leicht zu entfernenden Hüllen findet man das Nährblatt, welches, je jünger die Pflanze im Jahre noch ist, d. h. je weniger die oberirdischen Teile noch entwickelt sind, als desto derbere feste Scheide die ganze Pflanze am Grunde umgibt. Später wird es ganz und gar aufgezehrt, so daß von ihm schließlich nur eine feine Haut (keine derbe Hülle) übrig bleibt. Innerhalb des Nährblattes steht das grundständige Laubblatt; dieses hat, wie bei den vorigen Arten, eine rings geschlossene Scheide, die die ganze nächstjährige Zwiebel umgibt. Aus der engen Scheidenmündung tritt oben der Blütenstengel heraus. Fig. 191, 4 zeigt einen senkrechten Längsschnitt durch die Zwiebel, so daß nur der Blütenstengel und das grundständige Blatt halbiert sind. Der Blütenstengel ist im größten Teile des Verlaufes innerhalb der Zwiebel mit der Scheide des grundständigen Laubblattes und auch mit dem Nährblatt der jungen Zwiebel verbunden, so daß er nur ganz oben frei wird. Seine Gefäßbündel sind leicht bis zum Grunde der Zwiebel (Zwiebelboden) zu verfolgen, an dem auch die diesjährigen Wurzeln stehen.

Das Nährblatt und die aus ihm hervorgehende braune Zwiebelhülle zeigen einen eigenartigen anatomischen Bau. Unter der Epidermis, die bei der trockenen Hülle oft schon zersetzt ist, oder bei der Vermehrungszwiebel unter der zweit-

obersten Zellschicht (184, S. 446; 61, S. 123; **154**, S. 188) befindet sich eine Lage von stark verdickten Steinzellen, deren Wände von der Fläche gesehen stark hin- und hergewunden erscheinen. Am stärksten gebogen ist die Mittellamelle. Die Zellumina sind von sehr verschiedener Größe, bald deutlich erweitert, bald verschwinden sie fast ganz. Auf dem Querschnitte zeigt sich, daß nur die Innen- und Seitenwände jener Zellen verdickt sind, die schwach nach außen gewölbte Außenmembran ist relativ dünn, wird daher gleich der Epidermis an der Hülle oft leicht zerstört. Unmittelbar unter dieser nicht verdickten Wand ist das Zellumen am weitesten, nach innen zu verengert es sich und verläuft dann in zahlreiche meist verzweigte Poren.

Das junge ringsum geschlossene Nährblatt, welches der nächstjährigen Zwiebel die Form gibt, erscheint seitlich etwas zusammengedrückt; es ist parallel dem Blütenstengel angelagert. Versucht man die Scheide des grundständigen Laubblattes zu entfernen, so bemerkt man, daß sie bis auf einen kleinen kappenförmigen Teil an der Spitze mit dem Nährblatte verbunden ist. Der kappenförmige Teil legt sich bis an den Blütenstengel heran, läßt aber an dieser Stelle eine kleine Scheidenspalte zur Kommunikation mit der Außenluft. Hat man mit dem Schnitte nicht gerade die genaue Mitte des Nährblattes getroffen, so erscheint dieses absolut dicht und gänzlich mit Reservestoffen gefüllt; nur ein ganz genauer Schnitt läßt den ganz engen, spaltenartigen senkrechten Kanal, der wie bei den übrigen Arten ausgebildet ist, erkennen. Auch hier sitzt am Grunde die junge Knospe, in der sich bei dieser Art schon ziemlich deutlich die einzelnen Teile erkennen lassen. Das zukünftige grundständige Laubblatt hat eine deutliche, rings geschlossene Scheide und eine stielrundliche Spitze. Die Scheide schließt ein zweites Blatt und die Anlagen für den Blütenstengel u. s. w. ein; alle Blätter alternieren mit einander. Die junge Zwiebel steht stets in der Achsel des grundständigen Laubblattes.

Nach der Blütezeit und Fruchtreife stirbt der Stengel und das grundständige Laubblatt ab und die Blattscheide wird zur Zwiebelhülle. Bis gegen den Herbst ruht dieses Gebilde, dann brechen aus seinem Grunde die neuen Wurzeln hervor, die aus der gestauchten Achse, dem Zwiebelboden, entspringen und das Nährblatt durchbrechen. Bald streckt sich auch die Knospe im Innern des Nährblattes. Schon wenn das grundständige Laubblatt mit seiner Spitze über die Kanalmündung aus dem Nährblatte hervorsieht, kann man in seiner Achsel die Anlage der jungen nächstjährigen Zwiebel bemerken (Fig. 191, 15); auch hier wächst das Nährblatt, welches sich besonders schnell entwickelt, zunächst als Ringwulst (Fig. 191, 6) heran.

An nicht blühenden Zwiebeln sieht man am Grunde nicht selten einzelne bis zahlreiche Brutzwiebelchen entstehen, die sich mitunter fast knäuelig häufen können und einer ausgiebigen vegetativen Vermehrung dienen. Sie bilden sich achselständig am Nährblatte. Eine von ihnen ist meistens etwas größer, die andern sind nur ca. 2—4 mm lang. Selten trägt an der größten das die Zwiebel einschließende Scheidenblatt (vgl. S. 352) schon eine Laubblattspitze. Der morphologische Aufbau dieser Zwiebelchen stimmt mit dem S. 345 geschilderten überein. An ungünstigen Orten, namentlich am Grunde der Stämme älterer Bäume, bleiben die Zwiebeln dieser Art oft massenhaft blütenlos, sodaß man in dichten Beständen öfter kaum eine Blüte findet und die Vermehrung ausschließlich vegetativ erfolgt. Auch an der blühenden Pflanze, die ja normaler Weise nur eine Ersatzzwiebel für das folgende Jahr treibt, kann man hie und da vegetative Vermehrung durch Brutzwiebeln beobachten. Ziemlich selten sind sie bei kräftigen Pflanzen am Zwiebelgrunde, schon häufiger kommen sie im Blütenstande und zwar vereinzelt oder zahlreicher vor (91, S. 54); es werden dann einzelne Blüten durch Zwiebeln ersetzt, oder es bilden sich an der Spitze des

Blütenstandes bezw. in der Achsel der Laubblätter zahlreiche Hochblätter aus. die in ihrer Achsel je ein Zwiebelchen tragen.

Nach Raunkiär (**154**, S. 173) liegen die blühenden Zwiebeln am häufigsten 5—6 cm tief im Boden, doch finden sie sich auch in 4 oder 8 und sogar 10 cm Tiefe. Ihre allmähliche Versenkung ist wie auch bei andern Zwiebeln im Humusboden auf die Tätigkeit der Regenwürmer u. a. zurückzuführen; P. E. Müller[1]) beschreibt schon, wie die Tiere fortwährend Bodenteile von unten an die Oberfläche schaffen und dadurch die Oberfläche erhöhen. Natürlich spielt im Walde hierbei auch das gefallene Laub eine Rolle. Hat eine Zwiebel durch die Tätigkeit der Tiere, durch gelegentliche Verschüttung oder infolge von Umgraben, Umpflügen u. ä. eine für sie ungünstige Lage, so kann sie ähnlich wie andre Zwiebelgewächse die Normaltiefe wieder erreichen. Während in der Normaltiefe die neuen Wurzelbüschel dicht neben den alten und mit ihnen in gleicher Höhe entspringen, stehen sie bei zu hoch liegenden Zwiebeln tiefer, bei zu tief liegenden höher als die vorjährigen; dadurch wird der Zwiebelboden allmählich nach der Richtung der Normaltiefe verlegt.

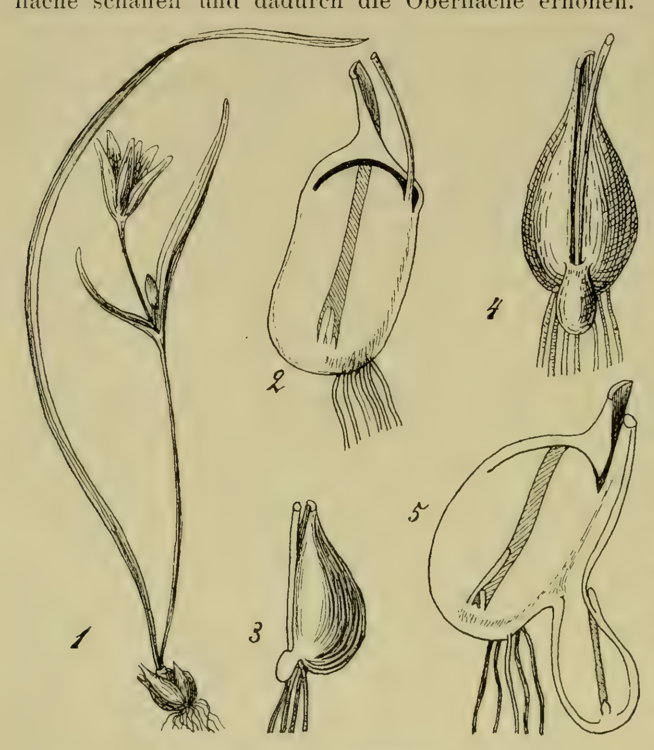


Fig. 192. *Gagea pusilla*.
1 Habitusbild, 1:1. 2 Zwiebel senkrecht durchschnitten, ca. 4:1. 3 Exemplar mit zwei Zwiebeln, von der Seite gesehen, ca. 2:1. 4 Dasselbe von der Scheidenfläche gesehen, ca. 3:1. 5 Längsschnitt durch beide Zwiebeln, ca. 4:1. (1 nach Reichenbach, 2—5 nach Irmisch).

Verglichen mit *G. silvatica* bietet das Verhalten der Zwiebel von *G. pusilla* (Fig. 192, 2 - 5) großes Interesse, von der Irmisch (a. a. O. S. 141) die var. *obliqua* Kern. untersucht hat; denn es zeigt, daß zwischen den Arten mit einer und mit zwei Zwiebeln eigentlich kein grundsätzlicher Unterschied besteht. Von 12 untersuchten Exemplaren hatten 10 nur eine Zwiebel (wie *G. silvatica*), 2 dagegen besaßen 2 solche (Fig. 192, 3—5). Die Hauptzwiebel ist bei der gewöhnlichen Form klein und verhält sich der von *G. silvatica* ähnlich, doch ist sie, hierdurch an *G. pratensis* erinnernd, etwas gegen den Blütenstengel geneigt. In noch höherem Grade näherte sich das Verhalten der unterirdischen Teile dem von *G. pratensis*, wenn eine zweite Zwiebel auftrat; diese steht auch hier offenbar in der Achsel des zweiten Laubblattes, von dessen scheinbarer Achsel am Stengel ein enger Kanal bis zur Nebenzwiebel herunter reicht. Die Nebenzwiebel steht tiefer als die Hauptzwiebel.

[1]) Studien über die natürlichen Humusformen. 1887. S. 167 ff.

Außer dem gewöhnlichen grundständigen Laubblatt soll (nach 103) bei *G. silvatica* mitunter noch ein zweites vorkommen; doch scheint das außerordentlich selten zu sein, da weder Raunkiär noch Verf. es sahen. Koch schreibt ein solches Vorkommen der lockern Beschaffenheit des Bodens zu.

Der Lichtsproß von *G. silvatica* verläßt ohne umgebende Niederblätter, häufig in bedeutender Tiefe, die Zwiebel; das grundständige Blatt umhüllt den Blütenstengel vollständig und bildet einen festen, den Boden durchdringenden Kegel mit einer Bohrspitze am Scheitel (**210**). Diese zeigt eine gelblichweiße Farbe, ist kapuzenförmig und von fester Beschaffenheit; ihre Epidermiszellen sind im Gegensatz zu denen des Blattes mehr isodiametrisch und nach innen zu oft stärker verdickt; das darunter liegende Gewebe besteht aus ziemlich gleichartigen Zellen mit geringen Interzellularräumen und enthält die hier sich vereinigenden Enden der Blattgefäßbündel; über diesen liegen etwas längliche Zellen in strahlenförmiger Anordnung, die zu einem Kranz von Spaltöffnungen führen, welche den Scheitel der Blattspitze umgeben [1]). Wenn das grundständige Blatt in die Nähe der Erdoberfläche emporgewachsen ist, öffnet es sich, und aus seinem Hohlraum tritt der Blütensproß hervor, der nun orthotrop weiter wächst. Auch in diesem Zustand ist der Blütenstand durch die unter ihm stehenden 2—4 Laubblätter geschützt, deren unterstes ihn kahnförmig umschließt, während ihn auf der andern Seite das nächsthöhere Blatt dicht bedeckt; auch die höheren, zwar schmalen Blätter vermehren diesen Schutz (**210**).

Der Stengel von *G. silvatica* wird meist 10—30 cm hoch, der von *G. pusilla* gewöhnlich nur 3—5 cm. Der anatomische Bau ähnelt dem von *G. spathacea* (Fig. 188, 1) und den anderen Arten. Unter der Epidermis liegt das Chlorophyllgewebe, welches bei *G. silvatica* 3—5 Zellschichten mächtig ist, innerhalb dessen folgt ein Kreis von 10—15 getrennten Gefäßbündeln und hierauf ein saftreiches parenchymatisches Gewebe ohne mechanische Elemente. Die Steifheit des Stengels, der leicht umknickt und schnell welkt, wird also im wesentlichen durch die Turgeszenz der Zellen hervorgebracht.

Das grundständige Laubblatt von *G. silvatica* ist breit-linealisch, 7—8, bisweilen bis 9 mm breit, an der Spitze in sehr charakteristischer Weise plötzlich mützenförmig zusammengezogen und pfriemenförmig zugespitzt; in der Höhlung dieser Mütze liegt zur Zeit des Hervorwachsens des Stengels aus der Zwiebel der ganze Blütenstand. *G. pusilla* hat ein grundständiges Laubblatt von schmal-linealischer bis fast fadenförmiger Gestalt und kaum mehr als zwei mm Breite, mit rinniger Oberseite und allmählicher Verschmälerung gegen die Spitze. Im anatomischen Bilde zeigt das flache Blatt von *G. silvatica* etwa 12 Gefäßbündel, die es als Nerven der Länge nach durchziehen und ungefähr in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite in das Blattparenchym eingelagert sind, der Mittelnerv ist meist erheblich dicker als die seitlichen. Die eine Blatthälfte, die oft etwas schmäler erscheint als die andere, enthält dann ein Gefäßbündel weniger als die breitere. Die Spaltöffnungen sind auf beiden Blattseiten ungefähr gleichmäßig verteilt, etwa 30 auf den qmm (**154**). Eine in den Seealpen verbreitete Rasse der *G. pusilla* (*Burnati* Terrac.) ist durch graugrüne Farbe der Grundblätter ausgezeichnet.

Das untere Stengelblatt ist bei *G. silvatica* meist lanzettlich, länger oder kürzer als der Blütenstand, oft fast so breit wie das grundständige; bei *G. pusilla* schmal-lanzettlich, meist länger als der Blütenstand und oft breiter als das grundständige. Das obere Stengelblatt von *G. silvatica* ist linealisch, seltener schmal-lanzettlich, das von *G. pusilla*, wo es an einblütigen Exemplaren oft fehlschlägt,

---

[1]) G. Gentner, Über die Vorläuferspitzen der Monokotylen. Flora. Bd. 95, 1905. S. 376 f.

lanzettlich. Beide Stengelblätter sind bei *G. silvatica* am Rande spinnwebig gewimpert, bei *G. pusilla* völlig kahl. Die noch höher stehenden Blätter des Blütenstandes sind bei *G. silvatica* meist klein und einander sehr genähert, nur selten ist das unterste von ihnen laubartig grün; bei *G. pusilla* fehlen sie entweder gänzlich oder sie sind sehr klein.

Der Blütenstand von *G. silvatica* besteht aus 1—7, selten bis zu 10 meist sehr genäherten Blüten; bei *G. pusilla* ist häufig nur eine Blüte vorhanden, oft finden sich bis 3, selten bis 6. Die kahlen Blütenstiele sind bei der ersten Art bis über doppelt so lang als die Blüten, bei der zweiten nur wenig länger als diese. — (G.)

G. silvatica blüht Ende März bis Mai. Die Blüten einer Infloreszenz blühen nicht gleichzeitig, sondern einzeln nacheinander ab; sie besitzen die Fähigkeit, sich periodisch zu öffnen, und ihre Blütenstiele verlängern sich währenddem etwa auf das dreifache gegenüber dem Knospenzustande. Die Knospe wie auch die eben geöffnete Blüte stehen aufrecht, die Perigonblätter breiten sich zu einem Stern von 20 bis 30 mm Durchmesser auseinander (Fig. 193) und sondern an ihrem Grunde je ein Nektartröpfchen aus, welches den Winkel zwischen einem Perigonblatt und dem davor stehenden Staubfaden ausfüllt. Die Perigonblätter sind lineal-länglich, durchschnittlich 13 mm lang, $4^1/_2$ mm breit, am Ende stumpf, auf der Innenseite zitronengelb, außen grün mit gelbem Saume. Beim erstmaligen Aufgehen der Blüte sind die länglich-linealen, 5 mm langen und 1 mm breiten Antheren noch geschlossen und überragen mit $^1/_3$ bis $^1/_2$ ihrer Länge die jetzt bereits empfängnisfähige Narbe, die am Ende eines 5 mm langen Griffels steht; der stumpf-3kantige Fruchtknoten hat eine Höhe von 6, eine Dicke von 3 mm. Zunächst öffnen sich die Antheren der 3 äußeren Staubblätter durch Längsrisse, bedecken sich dabei ringsum mit dem zusammenhaftenden Pollen und verkürzen sich auf $^1/_2$ bis $^1/_3$ ihrer ursprünglichen Länge; dann folgen in derselben Weise die Antheren der inneren Staubblätter. Obgleich die Narbe noch frisch bleibt, kann in den offnen und aufrecht stehenden Blüten spontane Selbstbestäubung nicht eintreten, weil die aufgesprungenen Antheren seitlich um 1—2 mm von der Narbe entfernt und etwas tiefer als sie stehen, die der äußeren, etwas kürzeren Staubblätter ein wenig tiefer als die der innern. Die als Besucher der Blumen beobachteten Insekten, nektarsaugende *Apiden* und Käfer, können im ersten weiblichen Zustand nur Fremdbestäubung, im späteren zwittrigen außerdem auch Selbstbestäubung vollziehen. Solange noch Pollen an den Antheren haftet, besitzt die Blüte die Fähigkeit, sich infolge von abwechselnd überwiegendem Wachstum auf der Innen- oder Aussenseite der Perigonblätter zu öffnen und zu schließen, ein Vorgang, der durch einen Wechsel der Lichtstärke oder der Temperatur oder auch durch beide Einflüsse zusammen hervorgerufen wird. Das Schießen geschieht gegen Abend und bei schlechter Witterung. Gegen das Ende des Blühens wird die Blüte nickend, sodaß nun die Narbe tiefer zu stehen kommt als die



Fig. 193. *Gagea silvatica*, Blüte von oben gesehen und von der Seite nach Wegnahme von 2 Perigon- und 2 Staubblättern, 2:1. (Orig. K.)

Antheren, von abbröckelndem Pollen also getroffen und spontan bestäubt werden kann. Die Dauer einer Blüte vom erstmaligen Aufgehen bis zum Verblühen beträgt je nach der Witterung 4—6 Tage, und während dieser Zeit verlängern sich die Perigonblätter um 2—3 mm. Bei anhaltend schlechtem Wetter öffnen sich die Blüten gar nicht; dann stehen die Antheren dicht gedrängt um den Griffel herum und wenn sie aufspringen, ist spontane Autogamie unausbleiblich. Der Pollen ist (nach **112**) gegen Nässe widerstandsfähig. (**174**, **143**, **95**, **102**, **154**, Kerner Mskr.)

Beim Verblühen schließen sich die Perigonblätter, deren Innenseite nun wie bei den andern *Gagea*-Arten blaßgrün wird, und die Antheren fallen gewöhnlich von den stehen bleibenden Filamenten ab; der Stiel der reifenden Kapsel richtet sich wieder auf. Die Perigonblätter führen Spaltöffnungen und enthalten reichliches Clorophyll; sie umschließen als Schutzorgan die heranwachsende Kapsel und haben als Assimilationsorgane vermutlich eine gewisse Bedeutung für das Reifen der Samen (**154**).

Die Blüten von *G. pusilla* kommen im März und April zur Entwicklung. Ihre länglichen, an der Spitze stumpfen Perigonblätter sind 10—12 mm lang, 2—3 mm breit, auf der Innenseite zitronengelb, außen grüngelb und meist schmutzig-rötlich überlaufen; sie haben schon zur Zeit der vollen Anthese etwas nach einwärts gekrümmte Spitzen. Die Staubblätter sind 7—8 mm lang und tragen längliche, später rundlich werdende Antheren. Der Fruchtknoten ist 3 mm hoch, der Griffel 4—5 mm lang. Über die Blüteneinrichtung ist nichts näheres bekannt. Nach dem Verblühen färbt sich das Perigon auch auf seiner Innenseite grün und umgibt meistens in diesem Zustand auch noch die reifende Frucht, um erst nach dem Ausfallen der Samen zu vertrocknen. (Kerner Mskr.) — (K.)

Die Früchte fand Irmisch (a. a. O. S. 137) von allen Arten der Gattung nur bei *G. silvatica* reichlicher entwickelt. Ihre dünne Wand wird zähe papierartig und weißlich-grün; der Griffel bleibt meist bis zur Reife erhalten und fällt erst beim Öffnen der Kapsel ab. Diese ist verkehrt-eiförmig, ohne scharf abgesetzte Kanten an den Rändern der aufgesprungenen Fruchtblätter; sie öffnet sich nur etwa bis zur Mitte, und die Klappen biegen sich oben weit auseinander. Bei *G. pusilla* spalten sich (nach Kerner Mskr.) die Nähte bis auf eine Länge von $^2/_3$ der Fruchtblätter; die 8—10 mm langen, 5—6 mm breiten Klappen sind quer gefaltet und krümmen sich nach auswärts.

Die Gestalt der länglichen Samen wird bei *G. silvatica* außer durch die Zahl, in welcher sie sich in einer Kapsel entwickeln und die hierdurch bedingten Druckverhältnisse sehr wesentlich auch durch die kräftige Ausbildung des Arillus-artigen Anhängsels beeinflusst, welches (nach 179) die Verbreitung der Samen durch Ameisen herbeiführt. Es verläuft als dicker Wulst längs des ganzen Samens (Fig. 191, 9 und 10), der dadurch etwas plattgedrückt erscheint. Die Samen reifen Ende Mai, sind undeutlich gestreift, anfangs weißlich, nach dem Aufspringen der Kaspel hell gelbbraun. Der Embryo, der ungefähr 0,25 mm lang ist, besitzt eine eiförmige Gestalt und zeigt in seinem unteren Drittel eine seichte Grube, welche die Lage des Sproßvegetationspunktes, bezw. die der sehr wenig hervortretenden Kotyledonarscheide bezeichnet; die Ausbildung der Wurzel ist noch kaum angedeutet (**56**, S. 456). Die Samen von *G. pusilla* sind (nach Kerner Mskr.) $1^1/_2$ mm lang, 1 mm dick, länglich, etwas gekrümmt, ockergelb, feinkörnig punktiert, an der einen Seite mit einem fleischigen Kiel versehen. — (G).

12. Gattung. **Lloydia Salisb. Faltenlilie.**

26. Lloydia serotina Rchb. Späte Faltenlilie.

Die systematische Stellung der Gattung *Lloydia*, von deren 12 Arten nur eine unser Gebiet erreicht, war lange strittig; indessen steht sie der Gattung

Gagea so nahe, daß auch die eingehenden Untersuchungen von Irmisch (a. a. O. S. 161 ff.) kein scharfes Unterscheidungsmerkmal zwischen beiden ergeben haben. Unsere Art gehört in die Gruppe *Eulloydia* Engl. mit kahlen Staubfäden und kurz-3lappigem Griffel, und hier in die Unterabteilung *Nectarobothrium* Ledeb., bei der die Perigonblätter am Grunde ein quer verlaufendes Nektargrübchen aufweisen und die 2 grundständigen Laubblätter sich ein Jahr vor dem die Achse abschließenden Blütenstengel entwickeln.

L. serotina hat ihre Heimat in den Alpen, wo man im Sommer bis in den August ihre bleichen Blüten auf grasigen Abhängen oder im Geröll sehen kann. Besonders wächst sie auf Urgestein, möglichst auf kalkarmem Boden, und zwar fast nur in Lagen oberhalb 1500 m, in der Südschweiz zwischen 2000 und 3100 m, in Graubünden bis 2980 m, in Tirol zwischen 1700 und 2500 m. Sie ist ein weit verbreiteter, boreal-alpiner Typus im ganzen Zuge der Alpen von den Seealpen bis Salzburg, Steiermark, Kärnten und Krain. Außerhalb des Gebietes ist die Art noch in England heimisch, ferner in den Karpaten, der Tatra, Siebenbürgen, Banat, auf der nördlichen Balkanhalbinsel und im arktischen Rußland, außerhalb Europas im Kaukasus, in Sibirien, auf dem Himalaja und selbst im arktischen und andinen Nordamerika.

Die schlank-eiförmige Zwiebel (Fig. 194, 11—13) wird von zahlreichen eng anliegenden Häuten eingeschlossen, die in bräunliche, schmale, verschieden lange, fast bandartige Fetzen zerreißen und die Reste der vorjährigen Blätter darstellen, die den Stengel bis zur Erdoberfläche umgeben. Zwischen diesen Hüllen ragen in verschiedener Anzahl, mitunter bis zu 6, die abgestorbenen Reste früherer Blütenstengel heraus. Auch die beiden lebenden diesjährigen Laubblätter kommen zwischen den toten Hüllen hervor. Unten am Grunde der Zwiebel bemerkt man neben den weiß gefärbten lebenden Wurzeln auch noch solche früherer Jahrgänge, die durch ihre braune Färbung kenntlich sind. Seitlich hängen bei manchen Exemplaren am Zwiebelboden kleine hakenförmige Gebilde, öfter zu mehreren aneinandergereiht (Fig. 194, 9); es sind die erhalten gebliebenen derberen Teile der Zwiebelböden früherer Jahre, an denen Blätter- und Scheidenreste bereits verwittert sind. Die Hauptsprosse der verschiedenen Jahrgänge sind schraubelartig miteinander verbunden, deshalb bilden jene Reste der Grundachsen eine Schneckenlinie oder lassen sich nach einer Seite hin aufrollen; dabei pflegen die älteren Jahrgänge, welche um die jüngeren herumgerollt sind, etwas höher zu liegen als die nächstfolgenden. Löst man die Zwiebelhüllen bis auf die beiden inneren, die sich dem diesjährigen Blütenstengel anschließen, ab, so erkennt man, daß diese, die gleichfalls bereits trocken sind, die Scheidenteile der beiden vorjährigen Laubblätter darstellen. Die äußere dieser beiden Hüllen umschließt die innere und diese wieder den Grund des Blütenstengels (Fig. 194, 12); zugleich bedeckt das erstere auch vollständig die junge Zwiebel. Am Grunde des Blütenstengels steht ein Büschel von abgestorbenen oder im Absterben begriffenen Wurzeln. Aus dem oberen, neben dem Blütenstengel aufragenden halsförmigen Scheidenteil des äußeren trocknen Zwiebelhüllblattes kommen die beiden diesjährigen grünen Laubblätter heraus; aus seinem unteren, sackartig erweiterten Teil brechen, deutlich durch einen Zwischenraum von den vorjährigen getrennt, die neuen Wurzeln hervor, die zur Blütezeit noch nicht ausgewachsen und meist auch noch ganz unverzweigt sind; es sind gewöhnlich nur 4—5. Die äußere der beiden Zwiebelhüllen ist oft noch so gut erhalten, daß ein gutes Stück der trocknen Blattspreite daran zu finden ist; oft ist sie aber an der Spitze des halsförmigen Scheidenteiles zerspalten oder zerfasert. Diese Hülle umschließt zunächst die junge Zwiebel auch auf der dem Blütenstengel zugewandten Seite; nur ganz unten am Zwiebelboden bleibt eine schmale flache Öffnung. Dann schließt sie sich wieder um die innere Hülle herum, welche den Blütenstengel scheidenförmig



Fig. 194. *Lloydia serotina.*

1, 2 Habitusbilder, 1:1. 3 Frucht, 1:1. 4 Perigonblatt mit Nektargrube, 3:1. 5 Staubblatt, 3:1. 6 Frucht im Längsschnitt, ca. 4:1. 7 Samen, 5:1. 8 Derselbe im Längsschnitt, 5:1. 9 Stück einer älteren Grundachse mit mehreren Gliedern, 1:1. 10 Jüngere Pflanze, 2:1. 11 Zwiebel nach Entfernung der älteren Hüllen, 6:1. 12 Dieselbe nach Entfernung aller abgestorbenen Hüllen, 6:1. 13 Auch das Nährblatt entfernt, 6:1. 14 Spitze des Nährblattes in seiner Stellung zum oberen Laubblatt, stärker vergr. 15 Der nächstjährige Blütenstengel, stärker vergr. 16 Gestalt der Scheide des unteren grundständigen Laubblattes nach Entfernung aller übrigen Blätter, ca. 7:1. (1—8 nach Reichenbach, 9—16 nach Irmisch.)

umgibt; sie bildet mit ihrer Scheide 2 gesonderte, nebeneinander liegende Höhlungen, eine weitere für die Zwiebel und eine engere für den Blütenstengel, zwischen beiden befindet sich eine dicke Scheidewand (Fig. 194, 16).

Entfernt man nun auch die beiden inneren trocknen Zwiebelhüllen, so kommen die lebenden diesjährigen Organe zum Vorschein: der Blütenstengel, der an dem etwas schräg aufwärts ragenden verlängerten Teile des vorjährigen Zwiebelbodens steht, und davon entfernt am untersten Ende des schrägen Zwiebelbodens schief angeheftet die Zwiebel (Fig. 195, 1 u. 2). Diese ist zunächst von dem zur Blütezeit schon ziemlich ausgesogenen Nährblatt umgeben, welches jetzt nur noch eine dünne Haut darstellt und nach der Blütezeit bald ganz schwindet. Nach seiner Entfernung werden die Basen der jetzt grünenden Laubblätter sichtbar. Die Scheide des einen, dem Blütenstengel abgewandten Blattes umfaßt mit seinem bauchigen Grunde die Basis des zweiten Blattes, dessen schlanke, wenig erweiterte Scheide die Anlagen für den nächstjährigen Blütenstengel in sich birgt. Bereits kann man 2 der stengelständigen Blätter deutlich erkennen, oft auch die Blütenanlagen. In der Achsel des äußeren unteren Laubblattes entsteht ähnlich wie bei den einzwiebeligen *Gagea*-Arten die neue Zwiebel für das nächste Jahr. Jetzt läßt sich auch die Entstehung der Scheidewand zwischen der Zwiebel und dem Blütenstengel erkennen. Während nämlich bei *Gagea* die als Zwiebelhüllen ausgebildeten Scheiden der Mutterblätter sich meist an ihrer Spitze in Kapuzen fortsetzen, zieht sich bei *Lloydia* die entsprechende kapuzenartige Bildung so weit abwärts, daß nur am Blattgrunde gegen den Blütenstengel noch eine kleine flache Öffnung als Scheidenmündung erhalten bleibt und die ganze Zwiebel bis zu ihrem Grunde von dem Kapuzenteil der Scheide überzogen wird, der sich als Scheidewand zwischen Zwiebel und Blütenstengel einschiebt (Fig. 194, 16).

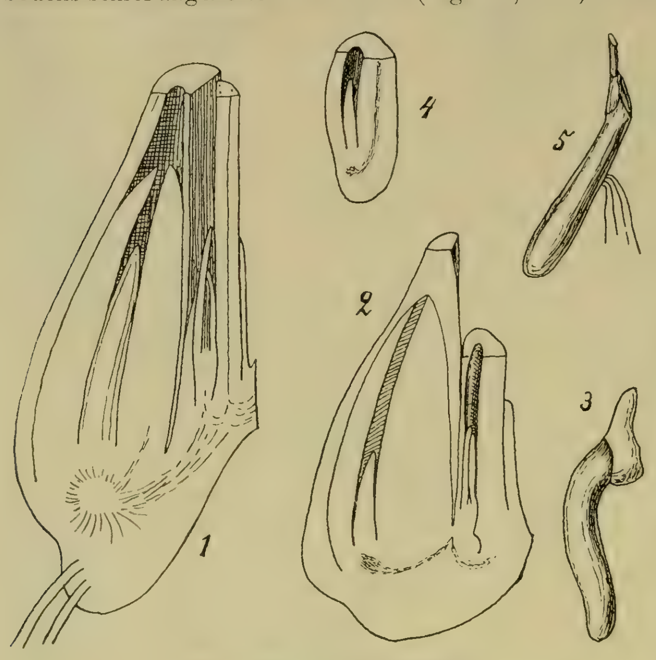


Fig. 195. *Lloydia serotina.*
1 Längsschnitt durch eine Zwiebel; links das Nährblatt der nächstjährigen Zwiebel, rechts die Basis des diesjährigen und die Anlage des nächstjährigen Blütenstengels; ca. 10:1. 2 Längschnitt durch eine andere Zwiebel; unten rechts am Grunde die Anlage für den nächstjährigen Blütenstand und für eine zweite Zwiebel; ca. 10:1. 3 Eine Nebenzwiebel, ca. 3:1. 4 Unterer Teil derselben im Längsschnit, ca. 9:1. 5 Eine solche im zweiten Jahre, ca. 3:1. (Nach Irmisch.)

Die junge Zwiebel ist wie bei *Gagea* fast ganz von dem dicken Nährblatt, einem spreitenlosen Niederblatt, ausgefüllt, welches in seinem Innern die Anlagen für die beiden Laubblätter des folgenden Jahres einschließt. Die schiefe Scheiden-

mündung des Nährblattes läßt erkennen, daß es mit seiner Mediane schief seitwärts nach hinten, also nach der Abstammungsachse (dem nächstjährigen Blütenstengel) zu steht; mit ihm alterniert das erste Laubblatt und mit diesem wieder das zweite. Irmisch (a. a. O. S. 163) beobachtete, daß das erste nächstjährige Laubblatt zur Abstammungsachse des ganzen Sprosses, dem es angehört (d. h. zu dem nächstjährigen Blütenstengel), auf derselben Seite steht, auf welcher das diesjährige Laubblatt an der Abstammungsachse seines Sprosses (d. h. zu dem diesjährigen Blütenstengel) stand: entweder beide links oder beide rechts von ihrer Abstammungsachse. Die aufeinander folgenden Sprosse sind untereinander homodrom. Irmisch beobachtete auch mehrfach die Ausbildung einer zweiten Zwiebel, die an das Verhalten bei manchen *Gagea*-Arten erinnert. Eine kleine, in der Achsel des den nächstjährigen Blütenstengel umschließenden zweiten Laubblattes sitzende Knospe (Fig. 195, 2) verlängerte sich allmählich, indem sie sich spornartig nach unten bog und veranlaßte dadurch die Scheide ihres Mutterblattes, sich gleichfalls spornartig auszusacken (vgl. die Zwiebelbildung bei *Gagea pratensis*, S. 343). Das ganze Gebilde erreichte eine Länge bis etwa 15 mm und wuchs abwärts, während die Knospe nach oben gerichtet war; seiner Achse war das erste Nährblatt der sich entwickelnden jungen Zwiebel angewachsen (Fig. 195, 3 u. 4). Es ist zunächst stark verlängert und läßt oben den Scheidenkanal offen, in dessen Grund die Anlage für das erste Laubblatt vorhanden ist. Bald treibt die Zwiebel seitlich aus ihrer Achse Wurzeln (Fig. 195, 5), der mit der Mutterpflanze in Verbindung stehende Achsenteil stirbt ab und die Zwiebel wird selbständig.

Schwache selbständige Zwiebeln besitzen nur ein einziges Laubblatt, und ihre Hülle wird auch nur von den Resten eines solchen gebildet; zwischen ihr und dem lebenden Blatt befindet sich das ausgesogene Nährblatt. Hier wird also augenscheinlich die Verjüngung der Zwiebel so bewerkstelligt, daß das Nährblatt und damit auch das Laubblatt aus der Endknospe des ganzen Gebildes hervorgeht. Anscheinend dauert dieser Zustand nicht lange, denn Irmisch fand zahlreiche noch kleine Zwiebeln, von denen ein Teil nur ein ausgebildetes, daneben aber ein zweites rudimentär gebliebenes Laubblatt besaß, ein andrer Teil aber 2 vollständige Laubblätter trug; bei diesen war ein rudimentärer, aber deutlicher Blütenstengel oder sogar die Anlage von Blüten erkennbar. Solche Zwiebeln verjüngten sich natürlich ebenso wie die blühenden.

Die grundständigen Laubblätter sind in allen Altersstadien schmal, linealisch bis fast fadenförmig, kaum 1 mm breit und überragen meist den Stengel; ihre Spitze ist stumpflich.

Der Stengel ist meist 5—8 cm hoch, deutlich zusammengedrückt und stumpfkantig. Er trägt 3 Blätter, die von dem Spatha-ähnlichen Vorblatt der Blüte entfernt stehen, auch sie haben eine linealische Gestalt und bleiben meist erheblich kürzer als der Stengel. Von diesen Blättern entsprechen nach Irmisch die beiden unteren den sog. Stengelblättern, das 3. und 4. den Hochblättern des Blütenstandes. — (G.)

Die Blüten (Fig. 196) erscheinen meist vom Juni bis in den August hinein, also für ein Zwiebelgewächs ungewöhnlich spät; sie stehen meist einzeln, selten zu zwei, und haben bei guter Witterung eine aufrechte, bei trübem und regnerischem Wetter eine nickende Stellung. Ihr Perigon breitet sich trichterförmig so weit aus, daß sein oberer Durchmesser 10—15 mm beträgt. Die Perigonblätter sind breit verkehrt-eiförmig, an der Spitze abgerundet, etwa 1 cm lang, weißlich, auf der Außenseite am Grunde gelblich gefärbt, auf der Innenseite mit je 3—5 rotbraunen Adern versehen, die nach dem Nektarium hin konvergieren. Dieses ist eine dicke Leiste auf der Mittellinie am Grunde jedes Perigonblattes, deren obere abgestutzte Fläche einen Nektartropfen absondert und festhält (Fig. 194, 4); der

Nektar liegt völlig offen und ist in der Blüte von außen sichtbar. Daher kann er von den verschiedensten kurzrüsseligen Insekten ausgebeutet werden, und von solchen werden die Blüten auch in der Tat besucht, namentlich von *Dipteren*, auch von *Ichneumoniden*, *Pteromaliden*, Ameisen und Käfern, wogegen sich *Apiden* und Schmetterlinge von ihnen fern halten. Ricca nennt die Blüten sehr ausgeprägt protandrisch, nach der Schilderung von H. Müller kann man sie aber nur als schwach protandrisch bezeichnen. Danach ist beim Aufgehen der Blume die Narbe, die etwas dreilappig aussieht und auf der Spitze des 3kantigen Griffels steht, noch nicht entwickelt, sie wird erst empfängnisfähig nachdem die Antheren der 3 äußeren Staubblätter aufgeplatzt sind und ungefähr zu der Zeit, wo die Antheren der 3 inneren Staubblätter diesen folgen und sich wie die ersteren ringsum mit Pollen bedecken. In der Regel steht in der aufrechten Blüte die Narbe tiefer als die geöffneten Antheren, doch beobachtete Müller (im Bernina-Heutal) auch eine Form, bei der die Staubblätter von der Narbe erheblich überragt werden; es wird also in den kurzgriffeligen Blüten bei aufrechter, in den langgriffeligen bei geneigter Stellung leicht spontane Selbstbestäubung stattfinden können. Die besuchenden Insekten können sowohl Autogamie wie Allogamie vollziehen, die letzte ist fast immer mit einer Kreuzung getrennter Stöcke verbunden (**156**, **145**, K.) — (K.)



Fig. 196. *Lloydia serotina*. Bei Regenwetter abwärts geneigte Blüte nach Entfernung von 3 Perigon- und 2 Staubblättern, 2:1. (Orig. K.)

An der Frucht bleiben die Perigon- und Staubblätter stehen und biegen sich mehr oder weniger zurück. Die Kapsel (Fig. 194, 3, 6) ist rundlich, deutlich 3lappig bis fast 3eckig, mit dem bleibenden Griffel auf ihrer etwas eingedrückten Spitze. In den aufgeblasenen Fächern befinden sich ziemlich zahlreiche Samen, die von der Plazenta in 2 Reihen fast wagerecht abstehen; sie sind flach gedrückt, fast halbmondförmig mit fast grader bis schwach konkaver Innen- und gewölbter Außenseite (Fig. 194, 7). Ihre Samenschale ist dunkelbraun, der Embryo liegt auf der Ansatzseite des Samens an dem einen Ende, etwas schief im Nährgewebe eingebettet und hat eine schlank-walzenförmige, ungefähr stiftartige Gestalt (Fig. 194, 8.) — (G.)

13. Gattung. **Allium L. Lauch.**

(Bearbeitet von P. Graebner und O. Kirchner, mit Beiträgen von W. Wächter.)

Die Gattung *Allium*, in unserm Gebiet nur durch die Untergattung *Euallium* Aschers. u. Gr. vertreten [1]), unterscheidet sich von *Gagea* durch ihren oft vielblütigen, am Grunde von 2 oder auch nur einem breiten, oft trockenhäutigen Hochblatt umschlossenen Blütenstand; von der aus dem tropischen Amerika stammenden, in der Tracht *Allium* äußerst ähnlichen weißblühenden, in der Provence eingebürgerten Gattung *Nothoscordon* Kunth durch die auch am Grunde nicht deutlich verbundenen Perigonblätter; von allen verwandten Gattungen aber durch den bei allen Arten mehr oder weniger stark ausgeprägten Lauchgeruch sämtlicher Vegetationsorgane.

---

[1]) Die Untergattung *Nectaroscordum* Lindl. findet sich in der Nähe der Gebietsgrenze in feuchten schattigen Wäldern der Provence mit der durch große dunkelrote Blüten ausgezeichneten Art *A. siculum* Ucria vertreten; sie hat hohe kräftige Blütenstengel und schwammig-keulenförmig verdickte Blütenstiele, die auf ihrer schüsselförmigen Gipfelfläche den Fruchtknoten tragen.

Alle in Europa vorkommenden Sektionen der Untergattung *Euallium* sind auch in unserm Gebiete vertreten. Die erste davon *Porrum* ist sehr ausgezeichnet durch die starke Verbreiterung der 3 inneren Staubfäden, die in 3 schlanke Spitzen ausgehen, deren mittlere den Staubbeutel trägt und nicht länger, sondern eher kürzer ist als die beiden seitlichen; die Zwiebeln sitzen niemals an einer deutlich kriechenden oder verlängerten Grundachse. In den beiden anderen Sektionen *Rhiziridium* und *Haplostemon* sind alle Staubfäden einfach oder höchstens am Grunde jederseits mit einem kurzen Zahne versehen. Untereinander unterscheiden sie sich namentlich durch den Aufbau der Grundachse: bei *Rhiziridium* sitzen die Zwiebeln an einer aufrechten oder schrägen bis kriechenden, deutlich verlängerten und oft verzweigten Grundachse, sodaß die Pflanzen oft Rasen bilden; bei *Haplostemon*, welches in mehrere Gruppen zerfällt, fehlt eine solche Grundachse.

Die Heimat, bezw. das ursprüngliche wilde Verbreitungsgebiet läßt sich bei manchen Arten wegen ihres uralten Gebrauches und Anbaues als Genußmittel schwer feststellen. Schon aus dem grauesten Altertum wird die Verwendung von Zwiebeln erwähnt [1]), bei den alten Ägyptern war sie sogar heilig. Auch bei Homer wird an verschiedenen Stellen von der Zwiebel gesprochen, und sehr bekannt ist auch die schon von Theophrast erwähnte Zwiebel von Askalon, unsere Schalotte. In späteren Zeiten kam in den alten Kulturländern Griechenland und Italien bei den Gebildeten mit der Verfeinerung der Sitten der Gebrauch von Zwiebel und Knoblauch etwas ab, hat sich aber beim Volk stets gehalten. Die Germanen erhielten die beiden genannten Zwiebelarten, besonders aber *Allium cepa*, unsere Küchenzwiebel, ohne Zweifel aus Italien. Bemerkenswert ist dabei, daß erst von dieser Zeit an das Wort Lauch, bezw. sein Stamm und seine Formen auftreten, und zwar sowohl bei den Kelten, wie bei den Germanen und Slaven. Hehn glaubt sicher annehmen zu dürfen, daß der Name von den Kelten herstamme, die einen erheblich viel höher entwickelten Garten- und Feldbau hatten als die andern nördlichen Völker [2]). Schon frühzeitig wurden Zwiebelarten im germanischen Norden magische Kräfte zugeschrieben; näheres darüber bei den einzelnen Arten [3]).

Entsprechend der Hauptverbreitung der Gattung *Allium* in den asiatischen Steppengebieten ist die Mehrzahl von ihnen Bewohner trockener und oft auch steiniger Gelände; von solchen steppenartigen Formationen, die auch bei uns von der Mehrzahl der Arten bewohnt werden, strahlen sie auch in andere aus. so sind z. B. einige Arten, wie *A. schoenoprasum* und das dazu gehörige *A. sibiricum* der Gebirge, typische Bewohner der Wiesen; diese sind in ihrem Vorkommen schon durch rasenförmiges Wachstum gekennzeichnet, während die meisten Arten, auch wenn sie an ihren Standorten häufig sind, meist über die Fläche zerstreut, nicht gesellig wachsen (36, S. 82). Mitunter sind Trockenheit und Feuchtigkeit liebende Arten nahe verwandt, so z. B. das auf trockenen sonnigen Hügeln u. ä. wachsende *A. montanum* mit dem auf Alluvialboden auf Wiesen u. ä. wachsenden *A. angulosum*, die beide von Ascherson und mir zu einer Gesamtart zusammengefaßt werden. Daß einige Arten in Wäldern

---

[1]) Ausführlicheres vgl. u. a. Engler in V. Hehn, Kulturpflanzen und Haustiere. 7. Aufl. S. 191 ff.

[2]) Über den gleichmäßig von der Schweiz bis England und Skandinavien verbreiteten Namen Ramsel, Ramser, Rams, Ramsen usw. für *A. ursinum* (wilder Knoblauch, Allermannsharnisch, Siegwurz usw.) vgl. ebenfalls Engler-Hehn, S. 195.

[3]) Vgl. E. L. Sturtevant in Nature, 1890. S. 48 ff. — Gefele, Zur Geschichte der *Allium*-Arten. Pharm. Rundschau. Wien 1899. — Über die Geschichte der kultivierten Zwiebeln vgl. auch L. Wittmack in Gartenflora. Bd. 51. 1902. S. 487 ff. und 578 ff.

wachsen, ist bekannt; sie sind fast alle durch besondere, später zu besprechende Anpassungen ausgezeichnet. Nur eine von den außerhalb des Wassers liegenden Formationen scheint von der Gattung ganz gemieden zu werden, nämlich die Heide (73, S. 44).

Die Wurzeln der *Allium*-Arten sind häufig sehr schmächtig, mehr oder weniger stark verlängert und ganz unverzweigt oder wenig verzweigt (z. B. bei *A. oleraceum*); in anderen Fällen sind sie dicker und reichlicher verzweigt (z. B. bei *A. senescens*); *A. ursinum* hat, obwohl es eine Waldpflanze ist, lange grobe Wurzeln mit zahlreichen Seitenzweigen (68, S. 147). Der anatomische Bau zeigt wie bei vielen andern *Liliaceen* auch bei einigen *Allium*-Arten einen 4-strahligen Zentralzylinder (*A. scordoprasum*, *A. schoenoprasum*), bei andern einen 3strahligen (*A. oleraceum*, *A. ursinum*), und bei *A. vineale* ist er sogar nur 2-strahlig (**154**, S. 188). Die Rindenschicht besteht aus 6—12 Lagen von Parenchymzellen, die meist nur kleine luftführende Interzellularen zwischen sich lassen. Für *A. cepa* insbesondere gibt G. Haberlandt (**61**, S. 303) an, daß unter dem dicken Rindengewebe eine wohl ausgebildete Endodermis mit deutlichen Caspary'schen Punkten liegt und in der Mitte des Zentralzylinders sich meist 2 weite Treppengefäße befinden, denen sich etwa 6 engere anlagern, während weiter nach außen Gruppen von ganz engen Ring- und Spiralgefäßen liegen. Van Tieghem[1]) hat eingehend die Hauptwurzel der Keimlinge von *A. cepa* und *A. porrum* beschrieben; Strasburger[2]) den Bau der Adventivwurzeln von *A. cepa*. In der Wurzelspitze ist das Bildungsgewebe der Haube und des Wurzelkörpers zu einem einheitlichen Urmeristem verschmolzen; die Epidermis steht in keiner genetischen Beziehung zur Wurzelhaube (174). Die Kernteilung an der Wurzelspitze hat J. H. Schaffner[3]) bei *A. cepa* untersucht. G. Husek fand nach Czapek (31, S. 368) Amylodextrin-Stärke in den Wurzelhaubenzellen von *A. cepa*.

Die Zwiebel zeigt bei den Arten der Gattung *Allium* (11) so viele Verschiedenheiten, daß auf die spezielle Schilderung verwiesen werden muß und hier nur einige allgemeine Angaben gemacht werden können. Nach Johow enthalten die Zwiebeln milchsaftführende Schläuche mit lebendem Protoplasma, allen Arten fehlen Raphiden und ausschließlich kristallführende Schichten überhaupt; dafür liegt in den jungen Zwiebelschalen (besonders schön bei *A. sativum*) in der Mitte jeder Zelle des subepidermalen Parenchyms der Außenseite ein prismatischer Kristall (82, S. 149; 88, S. 36). In der Zwiebel von *A. cepa* wurde nach einer alten Angabe (von 1808) zitronsaurer Kalk gefunden (31, II. S. 436). Die Zwiebeln enthalten ebenso wie die übrigen Vegetationsorgane der *Allium*-Arten ätherische Öle, die ihnen den bekannten Geruch und Geschmack verleihen: z. B.[4]) *A. cepa* das Zwiebelöl (dessen Bestandteile Disulfid $C_6 H_{12} S_2$, Schwefelcyanallyl und Rhodanwasserstoffsäure sind), *A. sativum* das Knoblauchöl (Bestandteile Disulfide von den Formeln $C_6 H_{12} S_2$ und $C_6 H_{10} S_2$, ferner ein Trisulfid $C_6 H_{10} S_3$, der eigentliche Träger des reinen Knoblauchgeruches, und ein noch schwefelreicheres Öl von der Formel $C_6 H_{10} S_4$), *A. ursinum* das Bärlauchöl (Hauptbestandteil Vinylsulfid, daneben ein Vinyl-Polysulfid, Spuren eines Mercaptans und eines nicht näher untersuchten Aldehyds). Voigt[5]) fand das ätherische Öl in Stengel, Blättern und Zwiebelschuppen immer nur in der Epi-

---

[1]) Recherches sur la symmétrie de la structure. — La racine. Ann. sc. nat. 5. sér. Bd. 13. 1898. S. 225.

[2]) Botanisches Practicum. 4. Aufl. S. 252 f.

[3]) Karyokinesis in the root tips of Allium Cepa. Bot. Gazette. Bd. 26.

[4]) Nach C. Wehmer, Die Pflanzenstoffe. Phanerogamen. 1911. S. 94 ff.

[5]) Lokalisierung des ätherischen Öles in den Geweben der *Allium*-Arten. Jahrb. d. Hamburger wiss. Anstalten. Bd. 6. 1888. S. 87—102.

dermis und den Gefäßbündelscheiden, in den Blüten nur in den Gefäßbündelscheiden, in den Wurzeln in der Endodermis an den Durchlaßstellen und in der Wurzelhaube, ähnlich auch in Frucht und Samen, allgemein also in peripherisch angeordneten Schichten; danach bildet das Öl jedenfalls ein Schutzmittel gegen Tierfraß, auch die Tatsache, daß es sogleich bei der Keimung in den Organen auftritt, bestätigt dies. Im übrigen enthalten die Zwiebeln Zuckerarten in oft nicht unbedeutender Menge, diejenigen von *Allium cepa* durchschnittlich 6 % des Frischgewichtes[1], und zwar besteht dieser Zucker keineswegs zum größten Teil aus Glukose, wie gewöhnlich angenommen wird, sondern nur zur Hälfte: die andere Hälfte ist ein alkalische Kupferlösung nicht direkt reduzierender Zucker, von dem es noch fraglich ist, ob er als Rohrzucker zu betrachten ist[2]).

Über die Zusammensetzung der Asche der Zwiebeln geben folgende Zahlen (aus 31, II. S. 755) Auskunft.

Zwiebel von	Kali	Natron	Kalk	Magnesia	Eisenoxyd	Posphorsäure
A. porrum	30,72	14,15	10,37	2,92	7,61	16,96 %
A. cepa	34,03	2,48	22,87	4,65	2,27	17,35 „

Zwiebel von	Schwefelsäure	Kieselsäure	Chlor
A. porrum	7,35	7,36	3,11 %
A. cepa	5,68	8,50	2,41 „

(G.)

Von allen untersuchten Inhaltsstoffen der Zwiebel spielt der Zucker als wesentlichstes Reservematerial unstreitig die größte Rolle für die Ökologie der Pflanze. Ob lediglich die Glukose oder auch der invertierbare Zucker als Transportzucker in Frage kommt, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen, jedenfalls sind beide Zuckerarten im stande, das Plasma lebendiger Zellen zu passieren[3]). Beim Austreiben der Zwiebel ändert sich das Verhältnis der Zuckerarten derart, daß der invertierbare Zucker fast ganz verschwindet. Und zwar erfolgt dieser Zuckerumsatz nicht parallel der äußerlich sichtbaren Entleerung der Zwiebelschuppen, die in ihrer Gesamtheit von außen nach innen vor sich geht.

Unter den häutigen Schalen findet man in der Regel eine halbentleerte Zwiebelschuppe, und wenn man nach Entfernung der trockenen und der halbentleerten Schuppe eine Zwiebel sich selbst überläßt, so kann man beobachten, daß nach etwa vier Wochen die vorher pralle und mit Inhalt erfüllte Schuppe wieder häutig geworden ist; ihr Inhalt ist nicht etwa vertrocknet, wovon man sich durch vergleichende Gewichtsbestimmungen überzeugen kann, sondern ist von den inneren Schuppen aufgenommen. Der Zuckerverbrauch macht sich bei dem Austreiben indessen in allen Schuppen gleichzeitig bemerkbar und es ist nicht selten, daß eine innere Schuppe, die scheinbar noch völlig intakt ist, gar keinen oder nur Spuren Zucker enthält.

Dem Zuckergehalt verdankt die Zwiebel außerdem ihre Widerstandsfähigkeit gegen Kälte. Im Gegensatz zur Annahme mancher Gärtner ertrugen Zwiebeln

---

[1]) W. Wächter, Untersuchungen über den Austritt von Zucker usw. Jahrb. f. w. Bot. Bd. 41, 1905. S. 165 ff. — Ders., Über das Verhältnis der in den Zwiebeln von *Allium cepa* vorkommenden Zuckerarten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45, 1907. S. 232 ff. — Nach H. Fischer (Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflz. Bd. 8, 1902. S. 88) soll Fruchtzucker in großen Mengen in der Zwiebel vorhanden sein.

[2]) R. Kayser, Über das Vorkommen von Rohrzucker usw., Landw. Versuchsst. Bd. 29, 1883. S. 496.

E. Schulze u. S. Frankfurt, Über die Verbreitung des Rohrzuckers usw. Zeitschr. f. physiolog. Chemie. Bd. 20, 1895. S. 531.

V. Grafe, Studien über den mikrochem. Nachweis verschied. Zuckerarten. Sitz. Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. 1, 1905, S. 114.

[3]) W. Wächter, a. a. O. 1905.

Temperaturen bis zu — 7 ° C, ohne daß eine Schädigung wahrgenommen werden konnte. Ins Zimmer gebracht, trieben diese Zwiebeln völlig normal aus, das Verhältnis der Zuckerarten wurde durch die Kälte nicht verändert. Nach Lidforss[1]) beruht die Schutzwirkung des Zuckers darauf, daß die im Plasma vorhandenen Eiweißstoffe schwerer denaturiert werden. In einer eben erschienenen Arbeit Maximows[2]) werden die Lidforss'schen Beobachtungen bestätigt.

Setzt man die Zwiebeln Temperaturen von 35—44 ° C aus, so nimmt der invertierbare Zucker im Verhältnis zu. Gelegentlich wurde dann Stärke gefunden, die bekanntlich sonst in der ganzen Pflanze mit Ausnahme der Wurzelhaube nicht auftritt. Die durch die Wärme gebildete Stärke wurde durch Jod blau gefärbt, war also nicht Amylodextrin, wie in der Wurzelhaube[3]).

Über die Eiweißbildung in den Zwiebeln liegt eine Reihe Untersuchungen, besonders von Zaleski und Prianischnikoff vor.

Zaleski ließ Zwiebeln im Dunkeln austreiben und fand folgende Zahlen für die Zunahme des Eiweißes während der Keimung:

Ungekeimt	Nach 28 Tagen	Nach 31 Tagen	Eiweißstickstoff bezogen auf
32 %	50,5 %	52,5 %	den Gesamtstickstoff.

Ferner macht Zaleski darauf aufmerksam, daß schon während der Winterruhe der Eiweißgehalt allmählich heranwächst. Nach Czapek ist das Anwachsen des Eiweißgehaltes „nur der Ausdruck des Überwiegens der Eiweißbildung respektive Eiweißregeneration über den Eiweißverbrauch.“ (31, II. S. 195.) — (Wächter.)

Nach der Funktion der Zwiebel teilt Loew (Manuskr.) die Arten der Gattung vom ökologischen Gesichtspunkt aus in 2 Gruppen, solche mit Speicherzwiebeln und solche mit Rhizomzwiebeln. Speicherzwiebeln nennt er die dicken, aus saftigen Schuppen gebildeten Zwiebeln und unterscheidet unter ihnen wieder 2 Typen: einen, bei dem die Speicherfunktion der Blätter ihrer Assimilationstätigkeit vorausgeht, sodaß am Verjüngungssproß zuerst der Aufbau der Speicherblätter, später der der Laubblätter erfolgt (so bei zahlreichen Arten); einen zweiten, bei dem die Ausbildung der Speicherblätter auf die der Laubblätter folgt (*A. chamaemoly*). Sitzen die Zwiebeln auf einer Grundachse, so daß in ihren nicht oder wenig verdickten Zwiebelblättern eigene Speicherung nicht oder nur andeutungsweise erfolgt, so nennt Loew sie Rhizomzwiebeln (auch Scheinzwiebeln). Auch bei ihnen lassen sich 2 Typen erkennen: bei der einen Gruppe wirken die Blattscheiden etwa als Kälteschutzorgane (*A. victorialis*, *A. strictum*), die Grundachse ist kräftig entwickelt und trägt deutlich ausgebildete Niederblätter oder doch ein solches; bei der andern ist eine echte „Laubblattzwiebel“ vorhanden, Niederblätter sind schwach oder gar nicht ausgebildet, und die trockenen Häute sollen hier als Trockenschutzorgane dienen (*A. angulosum*). Einen gewissen Übergang zwischen beiden Hauptformen der Zwiebel zeigt *A. porrum*, welches oft nur Laubblätter, oft aber noch 2 Scheidenblätter besitzt.

Die Nährblätter der Zwiebeln sind als fleischige Stipularscheiden anzusehen, sie werden von vornherein als Reservestoffbehälter angelegt und die Ausbildung einer zugehörigen Blattspreite wie auch einer Ligula unterbleibt vollständig[4]). Ihre Entleerung vollzieht sich innerhalb weniger Wochen vollkommen.

---

[1]) Bengt Lidforss, Die wintergrüne Flora. Lunds Universitäts Arsskrift. N. F. Bd. 2, Afd. 2, Nr. 13, Lund 1907.

[2]) N. A. Maximow, Chemische Schutzmittel der Pflanzen gegen Erfrieren. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 30, 1912. S. 52—65.

[3]) W. Wächter, a. a. O. 1907.

[4]) H. Glück, Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Verh. d. Nat.-Med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 7. 1901. S. 76.

Im Gegensatz zu den Zwiebeln von *Gagea* sind die als Blattspeicherorgane dienenden in der Gattung *Allium* nicht durch mechanisches Gewebe geschützt (61). Der sonstige anatomische Bau der Zwiebeln ist vielfach untersucht worden. Schon Hanstein (82, S. 146) fand bei *A. cepa*, *A. fistulosum*, *A. ascalonicum* u. a. in den Zwiebeln langgestreckte weite Schläuche, die dem bloßen Auge als nervenähnliche trübe Längsstreifen in den Zwiebelschuppen erscheinen; sie sind mit einer trüben Flüssigkeit erfüllt und setzen sich auch in die Laubblätter fort. Das Parenchym wird (32, S. 153) von langen Sklerenchymzellen durchzogen. Den Gefäßbündelverlauf rechnet Falkenberg (55) zum Palmentypus. Die bei einigen Arten vorkommenden netzig-grubigen Zwiebelschalen (z. B. *A. roseum*, *A. chamaemoly*, *A. subhirsutum*, *A. neapolitanum*) sind nach Baldrati (11) durch das Vorkommen von großen Sklerenchymzellen mit stark verdickten getüpfelten Wänden ausgezeichnet.

Der Stengel der *Allium*-Arten entwickelt sich erst wenn die Zwiebel blühfähig wird und trägt nie Laubblätter. Im anatomischen Bau zeigt er unter dem grünen Rindengewebe einen je nach der Festigkeit der Stengel dickeren oder dünneren rings geschlossenen Ring von mechanischem Gewebe, der keinerlei Rippen, Vorsprünge oder sonstige Versteifungen besitzt; er geht aus einem mit zahlreichen Interzellularräumen versehenen Grundmeristem hervor[1]. Bei allen Arten sind außen an dem mechanischen Ring kleine Gefäßbündel bald dichter bald entfernter stehend angelagert (173, S. 75, Taf. VII, Fig. 8; **60**, S. 156; **154**, S. 190); einige Arten besitzen außerdem noch unmittelbar innen am Bastring liegende größere Gefäßbündel, aber meist nur in unregelmäßiger Verteilung und geringer Anzahl. Allgemein kommen größere markständige Bündel vor, welche keinen Bastteil führen und bei den Arten mit dicht gebautem Stengel mehr oder weniger unregelmäßig in der äußeren Markpartie liegen, bei den hohlstengeligen sich mehr oder weniger ringförmig in der Nähe der inneren Höhlung anordnen. Die an den Stengeln auftretenden Reizkrümmungen beginnen nach Kohl[2]) immer da, wo das Wachstumsmaximum des Stengels liegt, verschieben sich aber bald nach der Stengelbasis; sie werden nicht durch Wachstum, sondern durch Veränderungen der Gewebespannung hervorgerufen. Kollaterale Knospen bei *Allium*-Arten werden von A. Braun[3]) angegeben; ungewöhnlich große Anzahl von Knospen in manchen Blattachseln erwähnt Irmisch (97).

Die Blätter sind teils bifazial teils zentrisch gebaut, ersteres z. B. bei *A. ursinum*, letzteres bei *A. nigrum* (32, S. 427); die röhrenförmigen Blätter führt Hansgirg (**66**) als Typus seiner Röhrenblätter auf. Die Höhlung im Innern dieser Blätter entsteht lysigen, ähnlich wie auch z. B. bei den Stengeln der *Umbelliferen*, Gräser u. a. (32, S. 224). Kerner (**95**) faßt die röhrenförmige Gestalt der Blätter als ein Schutzmittel gegen den Anprall des Windes auf. Der anatomische Bau der Blätter ist namentlich von Löbel (107) untersucht worden. Die Epidermiszellen haben bei vielen Arten (z. B. *A. cepa* u. a.) stark verdickte Wände (78, S. 94, Fig. 25 B) mit scharfen Leistchen auf der Außenseite (32, S. 75); bei *A. moly* finden sich in den Epidermiszellen Chlorophyllkörner (121, S. 62). Der Wachsüberzug, der bei einigen Arten vorkommt (z. B. *A. fistulosum*), besteht aus nebeneinander gelagerten stäbchenförmigen Körnchen (32, S. 89). Die Verteilung der Spaltöffnungen zeigt Verschiedenheiten bei den einzelnen Arten[4]); z. B. stehen sie bei *A. odorum* nur auf der Unter-

---

[1]) G. Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystemes. 1879.

[2]) F. G. Kohl, Die Mechanik der Reizkrümmungen. 1894.

[3]) Über laterale accessorische Knospen. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin. 1874. S. 71—78.

[4]) M. T. Masters, Om some cases of inversion. Journ. of Bot. Bd. 31. 1893. S. 35—40.

seite (121, S. 62), bei andern Arten (*A. ursinum* u. a.) auf der Oberseite. Sie sind meist tief in die Epidermis eingesenkt, ihr inneres und äußeres Gelenk oft sehr differenziert (Fig. 197), ein Bau, der auf große Beweglichkeit der Schließzellen beim Öffnen und Schließen des Porus hindeutet (79, S. 387). Unterhalb der Epidermis liegt ein dickes Assimilationsparenchym und unter diesem ein lückenloses Gewebe mit farblosem Zellinhalt [1]), es ist also eine Anordnung der Zellschichten vorhanden, wie sie auch sonst in fleischigen Blättern vorkommt. Der Wassergehalt der Blätter beträgt (nach 31, I. S. 533) z. B. bei *A. schoenoprasum* 82,0, bei *A. porrum* 91.3 %; letztere enthalten 21,23 % Rohproteïn in ihrer Trockensubstanz (31, II. S. 202). Die Chlorophyllkörner bilden als Assimilationsprodukt nicht Stärke, sondern Zucker, bei *A. porrum* Traubenzucker und Fruchtzucker (31, I. S. 385). Die Stipular- und Ligulargebilde sind von Glück (a. a. O., S. 40) namentlich an *A. ampeloprasum* näher untersucht worden; hier ist am Grunde der linealischen Laubblattspreite eine geschlossene röhrenförmige „Stipula adnata" vorhanden, die oben mit einer einige mm langen farblosen häutigen Ligula endigt (Fig. 198); Glück faßt diese Stipel als eine linealische Blattstielbasis auf, die mit 2 seitlichen langen und schmalen Nebenblättern zu einer einheitlichen röhrigen Stipula verbunden ist, die Ligula stellt die verschmolzenen Stipelenden dar. Die mechanische Verstärkung der Blätter und Blattscheiden ist meist derjenigen des Stengels ähnlich; das Stereom bildet ein System von inneren, nicht an die Epidermis gelehnten Trägern (173).

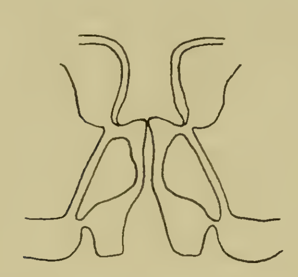


Fig. 197. Spaltöffnung von *Allium cepa* im Querschnitt, 650 : 1. (Nach einer Skizze v. E. Loew.)



Fig. 198. Stipula adnata mit Ligula von *Allium ampeloprasum*, 1 : 1. (Nach Glück.)

Interessant und schon lange bekannt [2]) ist die Umkehrung der Blattspreite bei mehreren, und zwar wohl den meisten Wald und Schatten liebenden Arten, wie eine solche auch bei den meisten Waldgräsern, z. B. *Milium*, *Melica*, *Brachypodium* u. a., und auch bei schmalblätterigen Vertretern anderer Familien vorkommt und die auf einer Torsion des Blattstieles und des Blattgrundes beruht. In Übereinstimmung damit zeigt bei *A. ursinum* (32, S. 426) die nach unten gekehrte morphologische Blattoberseite das lockere Schwammgewebe, welches man sonst an der Unterseite bifazialer Blätter findet und die morphologische Unterseite hat das Palissadengewebe ausgebildet. Ganz ähnlich verhalten sich auch andere Arten, besonders auffällig ist diese Umkehrung an dem bei uns häufig völlig eingebürgerten *A. paradoxum*.

---

[1]) P. Magnus, Beitrag zur Kenntnis des anatomischen Baues der Blätter. Verh. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. 18, 1876. S. 95—98.

[2]) Vgl. z. B. J. Ch. Döll, Rheinische Flora. 1843. S. 195.

Die Blütenstände sehen wie echte Dolden aus, bestehen aber aus vielen sitzenden Cymen, deren einzelne Blüten mit Vorblättern versehen sind und nacheinander aufblühen [1]). Doch verhalten sich in dieser Hinsicht nicht alle Arten gleich, indem z. B. bei einigen die Vorblätter gänzlich fehlen (*A. schoenoprasum*, *A. ursinum* u. a.), bei andern sie nur an einigen Blüten vorhanden sind, aber an den übrigen fehlen, oder endlich an allen Blüten Vorblätter entwickelt sind (*A. porrum*, *A. ampeloprasum*, *A. frigidum* u. a.). Celakovsky [2]) und Velenovsky (190) deuten den Blütenstand als ein aus Schraubeln zusammengesetztes Köpfchen. Sehr bekannt ist das Auftreten von Bulbillen im Blütenstande (Fig. 199) an Stelle von Blüten (z. B. *A. vineale*, *A. carinatum*, *A. oleraceum* u. a.), die bei *A. vineale* u. a. die Blüten oft völlig ersetzen und der Hauptmasse nach aus Niederblättern bestehen [3]). Außen haben sie (nach 87, S. 11) zumeist ein trockenes scheidenförmiges Niederblatt, darin 1 oder 2 fleischige Blätter, die ebenfalls Niederblattscheiden sind und sich von dem umschließenden nur durch ihre Konsistenz unterscheiden; innerhalb der Nährblätter befindet sich die Laubknospe (Fig. 199, 3 u. 4). Die Rückbildung einer ganzen Infloreseenz zu einer Zwiebel beobachtete Headley [4]); sie hatte sich auf einem etwa 3 Zoll langen Stengel entwickelt. De Bary (32) bezeichnete die Bulbillenbildung zahlreicher Spezies als eine Art von Apogamie.

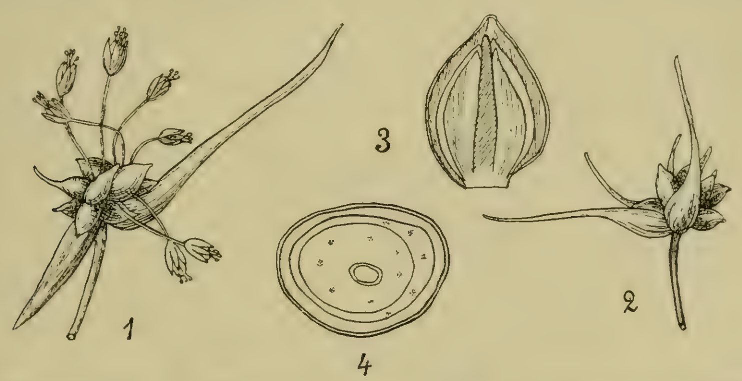


Fig. 199. Brutzwiebeln im Blütenstande von *Allium*. 1 ein gemischter Blütenstand von *A. carinatum*, 1 : 1. 2 Brutzwiebeln an Stelle von Blüten bei *A. vineale*, 1 : 1. 3 Längsschnitt, 4 Querschnitt durch eine Brutzwiebel, 4 : 1. (Nach Eichler.)

Die Blüten sind (nach 170, S. 143 und 347) tragblattlos; die Staubblätter werden bei manchen Arten vor den Perigonblättern angelegt. Das Perigon besteht sehr regelmäßig aus 2 dreizähligen Kreisen, ziemlich selten finden sich erhebliche Bildungsabweichungen; solche treten namentlich bei *A. paradoxum* auf, bei dem sogar die große Mehrzahl aller Blüten mehr oder weniger stark mißbildet ist. Längs der Mittellinie der Perigonblätter ist im luftarmen Parenchym an deren Oberseite Chlorophyll verbreitet [5]). Die Staubblätter sind fast

[1]) D. Clos, De la validité de quelques genres des Liliacées-Hyacinthinées et rappel d'un caractère du genre Allium. Bull. Soc. bot. de France. 1874. S. 363—370.

[2]) Theorie der Blütenstände auf deductiver (vergleichend-phylogenetischer) Grundlage. Cech. Akad. 1892.

[3]) A. W. Eichler, Über einige Inflorenszenzbulbillen. Jahrbuch d. botan. Gartens und Museums Berlin. Bd. 1. 1881. S. 171—177.

[4]) Gardeners Chronicle. 3. Ser. Bd. 32. S. 293.

[5]) Koschewnikow, Zur Anatomie der korollinischen Blütenhüllen. Schriften d. Neuruss. Ges. d. Naturf. Bd. 8. 1885. S. 1—198.

stets in der normalen Zahl zu 6 in 2 Kreisen vorhanden, am Grunde der Perigonblätter eingefügt und mit ihnen in der Regel nur am Grunde, selten höher hinauf verbunden. Ihre Filamente sind häufig am Grunde, oft sehr beträchtlich, verbreitert und in dieser Gegend nicht selten miteinander verbunden oder verklebt, sodaß sie eine Art von Schüssel um den Fruchtknoten bilden. Bei bestimmten Gruppen der Gattung sind diese basalen Verbreiterungen nach oben in seitliche stumpfe oder spitze Zähne ausgezogen (Fig. 200), wie solche ja auch in der Gattung *Gagea* vorkommen. Čelakovsky[1]) erklärt sie als petaloide Verbreiterungen, nicht als Reste ehemaliger Staubblätter. Schumann (170) wendet sich gegen die Deutung, daß die Zähne als Stipulargebilde anzusehen seien, da an den Laubblättern derartige Bildungen fehlten; aber Glück (a. a. O.) vergleicht das Filament mit seinen beiden Zähnen der „Stipula adnata" der Laubblätter und den Staubbeutel mit einer metamorphosierten Blattspreite; bei Arten wie *A. fistulosum* u. a., wo die geschlossene Stipula adnata der Laubblätter zwar auch mit einer kurzen farblosen Ligula endet, die Staubblätter des inneren Kreises aber keine Stipularzähne besitzen, nimmt er an, daß sie früher vorhanden gewesen seien, aber verschwunden seien, weil ihnen keine ökologische Funktion mehr zukomme. Auch Velenovsky (190, S. 1030) sieht die Staubfaden-Anhängsel als Stipularbildung an. Die spontanen Bewegungen der Staubblätter untersuchte Beyer (**10**). Die Staubbeutel sind am Rücken angeheftet; der Pollen ist dem von *Hemerocallis* in allen wesentlichen Punkten ähnlich[2]), die Exine zeigt eine Längsfalte und eine schwach körnige bis runzelige Skulptur (**45**). Die Kernteilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen hat L. Guignard[3]) untersucht, die beiden Zellkerne des Pollenkornes sind wurstförmig und sehen homogen aus[4]). Der 3fächerige Fruchtknoten schließt den Grund des Griffels meist in einem in der Mitte seines Gipfels befindlichen Kanal ein, sodaß der Griffel auch nach dem Aufspringen der Frucht erhalten bleibt. Die Fruchtblätter enthalten sowohl in ihrer Mediane als in den Plazenten nur längs verlaufende Gefäßbündel (einfacher Längsstrangtypus von Trécul); nach Trécul[5]) sollen diesen Strängen Gefäße fehlen. In den Scheidewänden sind innere Septalnektarien vorhanden[6]), jedes Fruchtknotenfach umschließt einige Samenanlagen, in deren Nucellus das Archespor nur eine sporogene Zelle, nicht aber daneben noch, wie es sonst die Regel ist, eine primäre parietale Zelle bildet[7]). Entstehung und Entwickelungsstadien des Embryosackes

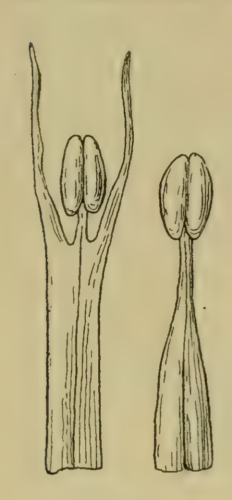


Fig. 200. Staubblätter von *Allium ampeloprasum*, ein äußeres ohne, ein inneres mit „Stipularzähnen"; 6 : 1. (Nach Glück.)

---

[1]) Über petaloid umgebildete Staubgefäße usw. Oesterr. Bot. Zeitg. Bd. 48. 1898. S. 371.

[2]) E. Strasburger, Botan. Practicum. 4. Aufl. S. 537.

[3]) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire etc. Ann. sc. nat. Bot. 6. sér. Bd. 20. 1885. S. 310–372.

[4]) E. Strasburger, Über Befruchtung. Tagebl. d. 50. Vers. Deutscher Naturf. und Ärzte. 1877. S. 193.

[5]) De la théorie carpellaire d'après des Liliacées et Mélanthiacées. Comptes rendus de l'acad. d. sc. Bd. 79. 1874. S. 1100.

[6]) P. Graßmann, Die Septaldrüsen u. s. w. Flora. Bd. 68. 1884. S. 113 ff.

[7]) Nach J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 3. 1911. S. 733.

wurden von A. Fischer[1]) geschildert. Die Chromosomenzahl in den Zellen des Gametophyten (haploide Zahl) beträgt bei den darauf untersuchten Arten (*A. ursinum*, *A. cepa*, *A. fistulosum*) 8. — (G.)

Blüteneinrichtung. Während der Anthese bilden die 6 Perigonblätter meist einen Trichter oder ein Glöckchen, bei andern Arten breiten sie sich sternförmig auseinander; danach ist auch die Bergung des Nektars verschieden tief, der sich im Blütengrunde zwischen dem Fruchtknoten und den Staubblattbasen, die oft miteinander zu einem Nektarhalter verschmolzen sind, ansammelt: bei den Arten mit glockig zusammenschließendem Perigon ist er dort völlig verborgen (Blumenklasse B), bei denen mit ausgebreiteten Perigonblättern dagegen halb geborgen (Blumenklasse AB). Die Struktur der Nektarien zeigt (164, S. 12—14) mancherlei Verschiedenheiten, stimmt aber bei allen Arten der Gattung darin überein, daß äußere Nektarien fehlen und nur rein innere vorhanden sind; bei der nahestehenden Gattung *Nothoscordon* ist ein aus äußern und Septalnektarien bestehendes Doppelnektarium vorhanden. Die inneren Nektariumspalten beginnen bei den *Allium*-Arten am Grunde des Fruchtknotens, steigen bis zu dessen mittlerer Höhe oder in sein oberstes Drittel auf und münden in der Mitte oder am Grunde des Fruchtknotens nach außen, indem hier die Fruchtblätter eine kurze Strecke weit in den Scheidewänden auseinander weichen. Die Wände der Nektariumspalten (Fig. 201) sind von papillösen, nicht kutikularisierten Zellen ausgekleidet, welche den Nektar durch Diffusion ausscheiden. Die Blüten sind agamotrop, haben meistens einen angenehmen Honigduft und öffnen sich nur ein Mal; sie zeigen mit Ausnahme von *A. strictum* und *A. chamaemoly* unter den Arten unseres Gebietes, welche protogynisch sind, eine mehr oder weniger ausgeprägte Protandrie, ihre Bestäubungsorgane sind meistens gegen Regen nicht geschützt und die Pollenkörner gegen Nässe ziemlich widerstandsfähig. — (K.)

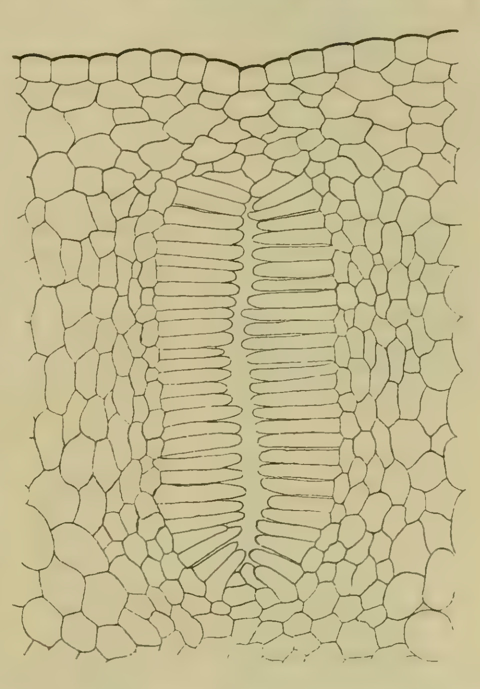


Fig. 201. Innerer Nektariumspalt in der Fruchtknotenscheidewand von *Allium neapolitanum* im Querschnitt, 100 : 1. (Nach Schniewind-Thies.)

Nach der Anthese fällt das Perigon, wie auch bei *Gagea* und *Lloydia*, nicht ab, sondern bleibt, meist in vertrocknetem Zustande, sitzen und legt sich dem heranwachsendem Fruchtknoten an (113). Der Nutzen dieses Verhaltens liegt darin, daß die junge Frucht schwer sichtbar und so den auf ihr fleischiges Gewebe fahndenden Feinden entzogen wird. Sie entwickelt sich später zu einer fachspaltigen 3fächerigen selten 1fächerigen, Kapsel von dreiseitiger Gestalt, die

[1]) Zur Kenntnis der Embryosackentwickelung einiger Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 14. 1880. S. 90—132.

am Gipfel oft eingedrückt ist und in jedem Fache meist nur einen bis zwei, selten zahlreiche Samen enthält.

Die Samen sind dickschalig und je nach dem Druck, dem sie bei ihrem Heranwachsen ausgesetzt waren, entweder kugelig oder kantig; ihre Samenschale geht aus dem äußeren Integument hervor, während das innere wie auch der Nucellus resorbiert wird[1]); im Nährgewebe findet sich Reservezellulose, die von Gersten-Zytase nicht gelöst wird (31, I. S. 354).

Die Gattung *Allium* bietet eines der ältesten und bekanntesten Beispiele von Polyembryonie, da bei *A. odorum* adventive Embryonen aus den Antipoden hervorgehen[2]); dagegen zeigen die Embryosäcke von *A. cernuum*, *A. tricoccum* und *A. canadense*, die auf Polyembryonie untersucht wurden, ein normales Verhalten der Embryosäcke[3]).

Die meisten *Allium*-Samen keimen bald nach der Aussaat, einige brauchen dazu mehrere Wochen, im Freien tritt jedoch die Keimung gewöhnlich nicht vor dem nächsten Frühjahr ein, und im Herbst liegen die Samen unverändert, auch wenn sie bald aus den Früchten entlassen werden. Man fand[4]), daß Samen von Zwiebel und Porree, die sonst in 4—6 Wochen keimen, in Wasser, dem etwa ein Eßlöffel Salzsäure auf ein Seidel Wasser zugesetzt war, bereits nach 8 Tagen keimten. An den Keimlingen wächst die Hauptwurzel zunächst lebhaft, der lange fadenförmige Kotyledon tritt nach Aufsaugung des Endosperms als erstes Laubblatt über den Boden (**101**); er steht lateral zur Plumula. Aus dem Hypokotyl gehen die lateralen Keimblattspuren in das zentrale Gefäßbündel der Wurzel über (159); auch Sachs[5]) beobachtete bereits bei *A. cepa*, daß das eine Gefäßbündel des Kotyledon sich in das axile Bündel der Hauptwurzel fortsetzt. Die Nutationskrümmungen des Keimblattes fand R. Neubert[6]) autonom. — (G.)

1. Sektion. *Porrum* Don.

27. Allium sativum L. Knoblauch.

Diese Art, die eine eigene Gruppe der Sektion repräsentiert, ist zwar bei uns nicht ursprünglich einheimisch, aber allgemein angebaut und häufig auch verwildert auf Weinbergen u. ä. anzutreffen. Ihre Heimat ist sehr wahrscheinlich der Orient, da sie nach Regel (142, S. 43) in der Dsungarei und in Ostindien wild beobachtet wurde; da sie aber sowohl in Japan (Rein) als auch in China (Bretschneider) seit den ältesten Zeiten gebaut wird und in letzterem Lande zum alten Heilpflanzenschatz gehört, so läßt sich nicht mehr mit absoluter Sicherheit angeben, wo sie als ursprünglich einheimisch anzusehen ist. Zur Zeit wird sie fast auf dem ganzen Erdball angebaut.

Die Zwiebel (Fig. 202, 2—5) ist eine echte Speicherzwiebel von ziemlich dicker, rundlicher bis eiförmiger Gestalt. Außen ist sie von zähen pergamentartigen Hüllen (meist etwa 5) umgeben, die ein den größten Teil der Zwiebel bildendes Nährblatt in sich schließen; im Innern der Höhlung des Nährblattes ist zunächst ein röhrenförmig gestaltetes scheidenförmiges Niederblatt sehr deutlich zu erkennen,

---

[1]) M. Brandza, Développement des téguments de la graine. Revue générale de Botanique. Bd. 3. 1891. S. 1.

[2]) Tretjakow, Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei Allium odorum. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 13. 1895. S. 13—17.

[3]) J. C. Elmore in Botan. Gazette. Bd. 26. S. 277.

[4]) Keimung schwerkeimender Samen. Fühlings Landw. Zeitg. 1879. S. 707.

[5]) Über die Keimung des Samens von *Allium Cepa*. Bot. Zeitung. Bd. 21. 1862. S. 57 ff.

[6]) Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von Allium. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 38. 1902. S. 119—145.

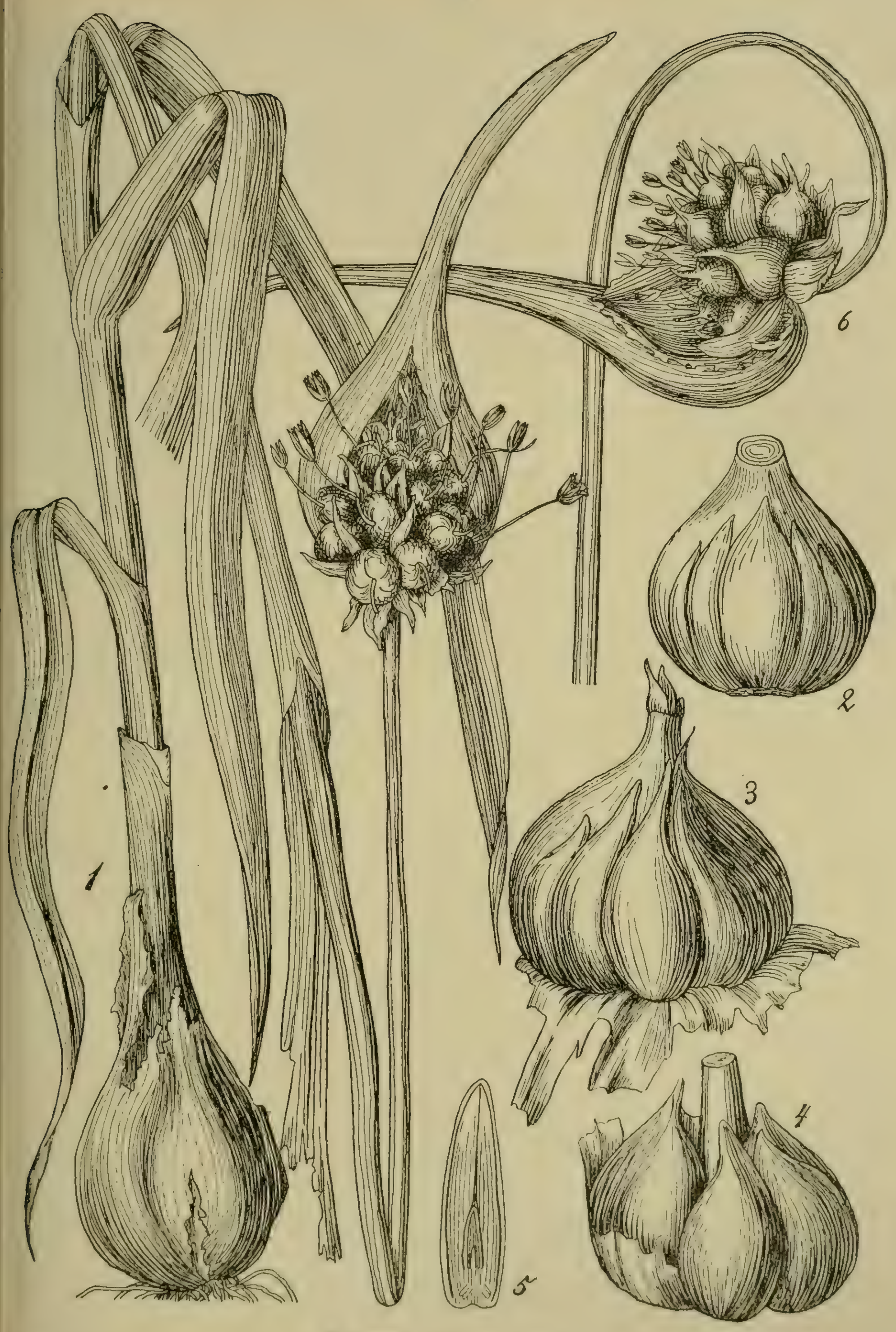


Fig. 202. *Allium sativum.*
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Junge Haupt- und Nebenzwiebeln, 1 : 1. 3 Dieselben älter, 1 : 1. 4 Sog. Winterknoblauch; die vorjährige Zwiebel im Herbst gelegt, die Hauptzwiebel durch Nebenzwiebeln ersetzt und kaum größer als diese; 1 : 1. 5 Längsschnitt durch eine junge Nebenzwiebel, 2 : 1. 6 Blütenstand der Rockenbolle, 1 : 1. (1 u. 6 nach Reichenbach, 2 u. 5 nach Irmisch, 3 u. 4 nach Bruck.)

in dem sich weiter einige, an blühbaren Zwiebeln meist 6—9, Laubblätter befinden. Das Bemerkenswerteste an der Zwiebel ist die Bildung der zahlreichen Nebenzwiebeln in den Achseln der Zwiebelblätter. Hier findet man regelmäßig genau in der Mittellinie eines Blattes je eine Seitenzwiebel, und diese ist auf jeder Seite von einer oder mehreren Beizwiebeln begleitet (Fig. 202, 2—4), sodaß also stets 3, 5 oder sogar noch mehr Nebenzwiebeln auf jeder Seite der Hauptzwiebel stehen; die Beizwiebeln nehmen, je weiter sie von der Seitenzwiebel entfernt sind, an Größe ab. Da nun der scheidenförmige Grund der Blätter, in deren Achseln diese kleinen Zwiebeln stehen, eingetrocknet ist und die Zwiebel als zähe Hülle umgibt, so erscheint die ganze Zwiebel wie mit kleinen Zwiebeln vollgestopft — das charakteristische Bild der Knoblauchzwiebel, wie sie in den Handel kommt (87, S. 14; 97). Beim gewöhnlichen Knoblauch ist die Gestalt der weniger zahlreichen Nebenzwiebeln länglich-eiförmig, bei der Rockenbolle (var. *ophioscorodon* Link), die sehr zahlreiche Nebenzwiebeln erzeugt, sind sie rundlich-eiförmig. — Die Wurzeln zeigen bei intensivem Licht positiven Heliotropismus [1]).

Der Stengel steht aufrecht und ist meist ziemlich starr, 30—60 cm hoch; an seinem oberen Ende ist er vor dem Blühen entweder grade oder aber schlangenartig gebogen. Diese Biegung, die durch eine besondere Form der Nutation zu stande kommt, erhält sich mehr oder weniger lange und ist bei der Rockenbolle oft dauernd; hier behält sie der meist kräftigere und bis zu 1 m hohe Stengel noch bis zur Fruchtreife (Fig. 202, 6) und deshalb wird die Pflanze auch häufig Schlangenlauch genannt. Der Stengel wird meist etwa bis zu seiner Mitte von den Scheiden der Laubblätter umfaßt.

Die Blätter sind linealisch, flach, unterseits gekielt und meist 4—8 mm breit, oberwärts spitz; an Kulturformen, besonders auf gut gedüngten Äckern werden sie, oft zum Schaden der Zwiebelentwicklung, erheblich breiter. Sie sind von einer zähen Konsistenz und auch im getrockneten Zustand wenig brüchig, deshalb lassen sie sich ja nach der Ernte der Zwiebeln zum Flechten der bekannten Knoblauchzöpfe des Handels mit daran hängenden Zwiebeln verwenden. In der Knospenlage sind die Blätter gefaltet.

Der Blütenstand (Fig. 202, 1 u. 6) besitzt eine sehr lange, geschnäbelte Hülle, die ihn in der Jugend vollständig umgibt und deren Spitze den Blütenstand oft um das mehrfache seiner Länge überragt. Später fällt die Hülle im ganzen ab, nur selten zerreißt sie und bleibt in Stücken hängen. Im Blütenstand entwickeln sich zahlreiche Bulbillen und gewöhnlich nur wenige Blüten, die zu einer lockeren Dolde angeordnet sind, da sie auf langen, dünnen, oft unregelmäßig hin und her gebogenen Stielen stehen. Meist überwiegt die Bildung von Brutzwiebeln, die eine Größe von 1 cm und mehr erreichen, ja bisweilen tritt die Ausbildung von Blüten so zurück, daß sie ganz fehlschlagen oder wenigstens rudimentär werden. Boullu [2]) beobachtete ein Exemplar mit kurzem Schafte und 3 großen Bulbillen, die im Hüllblatte des Blütenstandes saßen.

Die Blüten besitzen lanzettliche zugespitzte glatte Perigonblätter, die beim gewöhnlichen Knoblauch rötlich oder grünlich weiß, bei der Rockenbolle weißlich oder grünlich sind, die var. *controversum* Schrad. hat purpurne Blüten. Die Staubblätter sind etwas kürzer als die Perigonblätter, die Gestalt der Staubfadenzähne wechselt etwas: während sie beim gemeinen Knoblauch meist ziemlich am Grunde der Staubfäden entspringen und weniger häufig in eine lange linealische Spitze ausgezogen sind, sitzen sie bei der Rockenbolle etwa in der Mitte der Staubfäden und tragen oft linealische Spitzen; immer aber sind die der inneren Staubblätter kurz und stumpf. Der Fruchtknoten ist meist fast

---

[1]) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. 1878 und 1880.

[2]) Anomalie d'un Allium sativum. Bull. Soc. Bot. de Lyon. Bd. 6. 1888. S. 78.

kugelig, oft an der Spitze etwas eingedrückt, der stabförmige Griffel steht unmittelbar auf seinem Gipfel. Bei der var. *controversum* schlagen häufig die Stempel fehl, während die Staubblätter mit linealischen Antheren normal entwickelt, die Blüten also männlich geworden sind. — (G.)

Die Bestäubungseinrichtung der Blüten, die aufrecht stehen und deren Perigonblätter sich nur trichterförmig auseinander breiten, ist nicht näher untersucht. Auch die normal gebauten Blüten setzen keine Früchte an. — (K.)

28. Allium scordoprasum L. Schlangen-Lauch. 29. A. rotundum L. Runder L. 30. A. ampeloprasum L. Weinbergs-L.

Diese 3 Arten bilden mit denen des nächsten Abschnittes zusammen eine Untersektion *Euporrum* A. u. G., welche von der durch *A. sativum* repräsentierten dadurch abweicht, daß die Zähne der inneren Staubblätter ebenso wie die Mittelspitze des Staubfadens fadenförmig ausgezogen, oft oberwärts zusammengedreht sind. Die 3 obengenannten Arten besitzen flache und gekielte, in der Knospenlage gefaltete Laubblätter und einen rauhen Kiel an der Außenseite der Perigonblätter.

A. scordoprasum (so nach Ascherson, 4, III, S. 100, besser zu schreiben als das üblichere *scorodoprasum*) wächst besonders gern in den Gebüschen und an grasigen Abhängen, häufig an sonnigen Stellen mit vereinzelten Bäumen oder lichtem Buschwerk, oft so daß es seine Blütenstände aus den niedrigen Sträuchern hervorstreckt; unter ähnlichen Verhältnissen lebt es auch an Gräben und an Waldrändern, selten an Hecken u. ä. Hier und da ist es ferner auf Felsen (so z. B. in Österreich) und auf Kalkabhängen (z. B. in der Rheinebene) beobachtet worden. Drude rechnet die Art zu seiner *Cytisus nigricans*-Genossenschaft. Die Art ist fast durch das ganze Gebiet zerstreut, aber nur in wenigen Teilen häufiger anzutreffen, auf weite Strecken fehlt sie ganz; so ist sie z. B. nicht bekannt aus Salzburg, dem Küstengebiet der Adria u. a. O., selten ist sie in der Schweiz und im nordwestdeutschen Flachlande, für Tirol ist ihr Indigenat zweifelhaft. In den Alpen ist die Pflanze nach Burnat bis zu 1400 m Höhe beobachtet worden. Außerhalb Mitteleuropas reicht das Verbreitungsgebiet von *A. scordoprasum* bis Südschweden, Dänemark, England, Frankreich, südlich bis zur Balkanhalbinsel, östlich bis Südrußland, bis zur Krim und Kleinasien. Bisweilen wird die Art als Knoblauch angebaut, besonders häufig in Rußland (vgl. Engler bei Hehn, a. a. O.).

A. rotundum hat von der vorigen Art abweichende Lebensgewohnheiten und wächst vorzugsweise auf Äckern, besonders unter dem Getreide, ferner auch auf Weinbergen, auf sonnigen, und auch wie *A. scordoprasum* auf buschigen Hügeln; so ist es nach Drude (39) im hercynischen Florenbezirk eine Pflanze lichter Haine u. ä., für Thüringen nennt es derselbe Schriftsteller als Charakterpflanze. Im südöstlichen Europa wird es mehrfach als Wiesenpflanze erwähnt. Es ist viel weniger verbreitet und nur auf das südliche und mittlere Gebiet beschränkt, aber auch dort ist es nur zerstreut oder selten und fehlt auf weite Strecken ganz. So ist *A. rotundum* z. B. in Württemberg südlich der Donau nicht beobachtet, auch nicht in Tirol, Salzburg, Kärnten und Krain. Das Verbreitungsgebiet reicht nördlich bis zur südlichen Rheinprovinz, wo die Art nur in den Tälern des Rheines, der Nahe, Mosel und Ahr wächst; an der Mosel aufwärts dringt sie bis Metz vor. Im mittleren Deutschland findet sie sich bis Unterfranken, in Thüringen bis Langensalza und am Kyffhäuser bei Frankenhausen, im Osten bis Böhmen und Mähren. Außerhalb des Gebietes ist die Art im Westen bis Frankreich, südlich bis Spanien, Italien und auf die Balkanhalbinsel verbreitet, im Osten wächst sie noch im mittleren und südlichen Rußland und im Orient; die Angabe in Südafrika ist zweifelhaft.

Von *A. ampeloprasum*, zu dem als Rasse *A. porrum* L., die allgemein angebaute Porree, gehört, wächst im Gebiete nur die Rasse *A. holmense* Mill. wild, welche die Stammform, den Typus von *A. ampeloprasum* darstellt. Diese kommt wild nur im eigentlichen Mittelmeergebiet vor, berührt also nur wenige Stellen unseres Gebietes. So findet sie sich auf Äckern und an Wegrändern im Österreichischen Küstenlande und in Istrien, hier auch auf den Adriatischen Inseln; Angaben aus nördlicheren Gebieten sind nicht bestätigt worden. Sonst wird die Pflanze noch von den Britischen Inseln als eingeführt angegeben; wie weit sie sich in Südfrankreich den Gebietsgrenzen nähert, ist wegen der oft unsichern Unterscheidung von Formen des *A. rotundum* nicht sicher. In Südeuropa ist sie fast allgemein verbreitet auf der Iberischen Halbinsel, in Italien und auf der Balkanhalbinsel.

Die Zwiebel von *A. scordoprasum* (Fig. 203, 2—6) verhält sich in ihrem Aufbau denen einiger anderen Arten dieser Gruppe, z. B. auch von *A. vineale*, ähnlich. Sie ist von eiförmiger bis niedergedrückt-kugeliger Gestalt, außen von braunen bis graubraunen mattglänzenden Häuten umgeben. Infolge des gänzlichen Absterbens der diesjährigen Pflanze wird die Zwiebel bald frei, außer den Wurzelresten am alten Zwiebelboden bleibt an ihrer etwas flacheren Seite der Rest des letzten Blütenstengels stehen (Fig. 203, 2 u. 3). Die Zwiebel selbst wird von einem trockenen dünnhäutigen Scheidenblatt eingehüllt, welches oben in eine ziemlich schlanke Spitze ausgeht (Fig. 203, 4 u. 5); seine Scheidenmündung wird nur durch einen schmalen Spalt angedeutet. Der größte Teil der Zwiebel wird durch das dicke Nährblatt gebildet, welches in seinem Innern einen schmalen Kanal läßt, in dessen Grunde die anfangs noch wenig entwickelte Knospe sitzt. Bereits im Herbst regt sich die Vegetation, indem aus der Scheidenspalte des Nährblattes sich zunächst ein dünnhäutiges scheidenförmiges Niederblatt streckt (Fig. 203, 6); seine Länge ist schwankend, mitunter bleibt es kurz, öfter verlängert es sich indessen erheblich; in seinem Innern bleiben die Laubblätter und Stengelanlagen bis zum nächsten Frühjahr eingeschlossen. Alsdann treten aus der Scheide 4—7 Laubblätter hervor, indessen nicht zu gleicher Zeit, sondern in langen Zeiträumen hintereinander. In Gebieten mit warmen Wintern und Herbstzeiten erscheinen die Spitzen der ersten (äußersten bezw. untersten) Laubblätter oft bereits im Spätherbst oder in warmen Zeiten des Winters, häufig aber auch erst im zeitigen Frühjahr. Die Entwicklung zieht sich so lange hin, daß das letzte Blatt, welches mit seiner mitunter über $^1/_2$ m langen Scheide den Stengel umfaßt, mit diesem zugleich erst etwa im Juni ausgebildet wird; zu dieser Zeit sind die unteren Blätter fast stets schon ganz abgestorben, und das Nährblatt der alten Zwiebel ist fast völlig erschöpft. In der Achsel des obersten Laubblattes entsteht gleichzeitig, die Scheide am Grunde blasig auftreibend, die Verjüngungszwiebel, deren Gestalt und Struktur nun wieder dem anfangs geschilderten Zustand gleicht (87, S. 12; **154**, S. 153).

Neben der Verjüngungszwiebel erscheint meist noch eine größere oder geringere Zahl von Nebenzwiebeln in den Blattachseln der übrigen Laubblätter und oft auch in der des langen scheidenförmigen Niederblattes, mit dem der Frühjahrssproß begann. In den Blattachseln stehen sie einzeln oder zu mehreren und sind länger oder kürzer gestielt. Bilden sich mehrere dieser einer ausgiebigen vegetativen Vermehrung dienenden Zwiebeln in einer Blattachsel, so sind ihre Stiele mitunter zu einem bandartigen Körper verbunden, auf dem oben die Zwiebeln sitzen. Von ihnen ist fast stets die mittlere die größte. In ihrem morphologischen Aufbau entsprechen diese Nebenzwiebeln der Hauptzwiebel, nur ist infolge der meist schiefen Gestalt der gewöhnlich angedrückten Nebenzwiebeln ihr Nährblatt und damit auch dessen Kanal beträchtlich schief. Gewöhnlich entsteht von den Nebenzwiebeln einer Gruppe die mittlere zuerst und ist schon

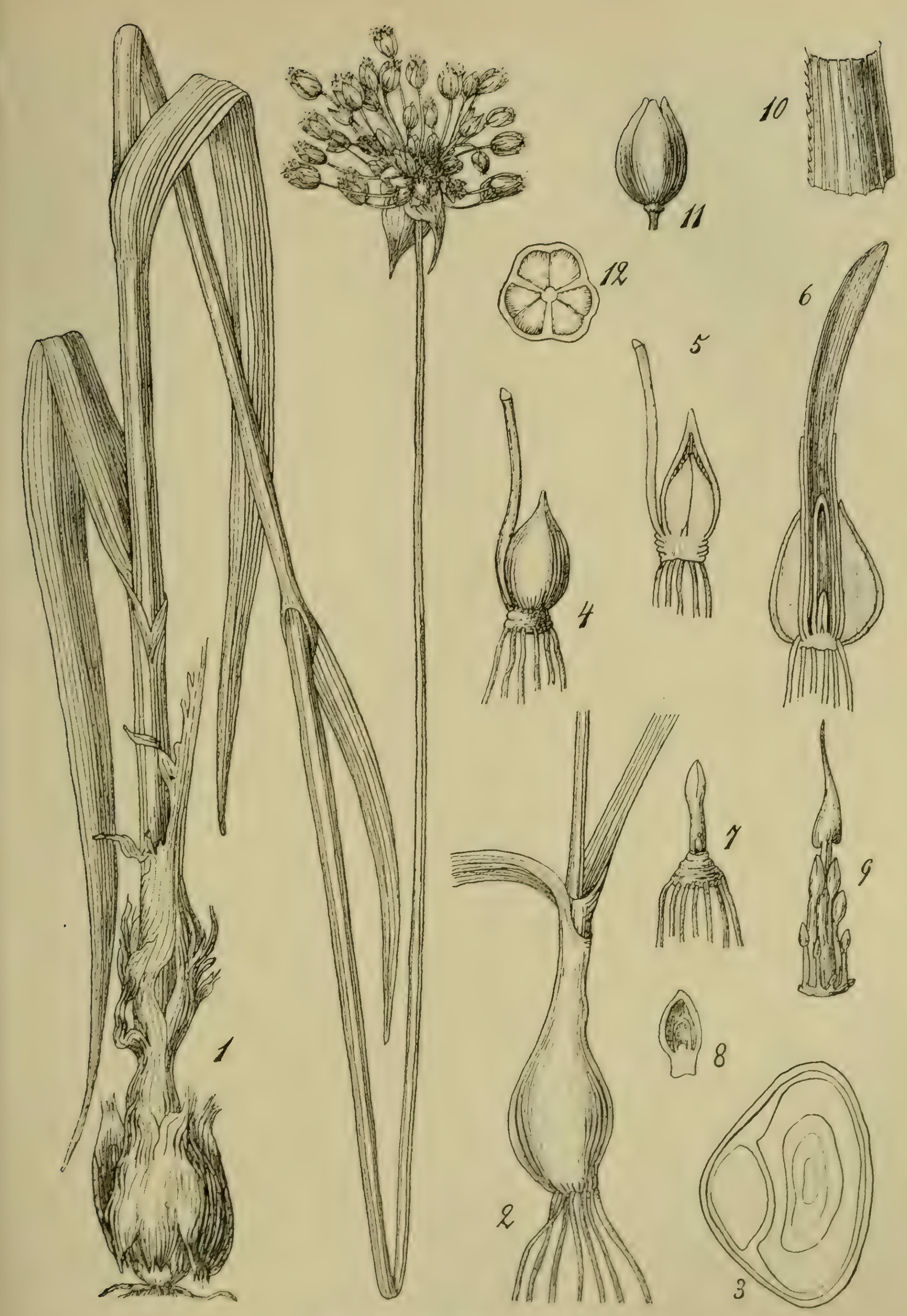


Fig. 203. *Allium scordoprasum.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Zwiebel nach Entfernung der äußeren Hüllen, 2 : 1. 3 Querschnitt durch eine blühende Zwiebel, links der Blütenstengel, 5 : 1. 4 Ruhende Zwiebel mit dem Reste des Blütenstengels nach Entfernung der Hüllen, 1 : 1. 5 Dieselbe im Längsschnitt, 1 : 1. 6 Dieselbe austreibend, 1 : 1. 7 Junger Blütenstand, vorn am Grunde mit dem Anfang der nächstjährigen Zwiebel, 1 : 1. 8 Mittlerer Längsschnitt durch den jungen Blütenstand, in der Mitte Beginn der Blütenanlagen; vergr. 9 Nebenzwiebeln mit Beizwiebeln, ca. 3 : 1. 10 Blattstück, 2 : 1. 11 Frucht, 4 : 1. 12 Querschnitt der Frucht, 4 : 1. (1, 10—12 nach Reichenbach, 2 u. 3 nach Skizzen von E. Loew, 4—9 nach Irmisch.)

ganz ausgebildet, wenn bei den äußersten, seitlichen erst ein Ringwulst, die Anlage des Nährblattes, zu erkennen ist. An kräftigen Pflanzen kann die mittlere Zwiebel in der Achsel des zweitobersten Laubblattes fast die Gestalt und Größe der Hauptzwiebel erreichen.

Von der oben beschriebenen Form der Zwiebel kommen mancherlei Abweichungen vor, indem sie bald verhältnismäßig breiter wird, bald sich mehr in die Länge streckt; eine extreme Form der ersteren Abweichung zeigt die wohl eine kräftige Kulturform darstellende var. *Babingtonii* (Borrer), deren Zwiebel niedergedrückt-kugelig ist.

A. rotundum steht in Bau und Entwicklungsweise der Zwiebeln der vorher beschriebenen Art sehr nahe. Auch hier besteht die Hauptzwiebel aus einem trockenen Scheidenblatte und dem fleischigen Nährblatte; der aus ihr hervorgehende Sproß beginnt gleichfalls mit einem scheidenartigen spreitenlosen Blatte, aus dem dann 4—6 Laubblätter hervorwachsen. In der Achsel des obersten sitzt die Hauptzwiebel des nächsten Jahres, die übrigen Laubblätter tragen in ihren Achseln Neben- und Beizwiebeln, die bei dieser Art sehr lang gestielt und meist klein sind (Fig. 204, 1 u. 2); gewöhnlich sind die der unteren Blätter am längsten gestielt, während die der oberen denen von *A. vineale* ähnlich sind. Die Stiele der Neben- und Beizwiebeln sind nicht verbunden, und zur Blütezeit hängen beim Herausziehen eines Exemplares die kleinen Zwiebeln an ihren fadenförmigen Stielen von der Hauptzwiebel herab, da die unteren Teile der Blattscheiden um diese Zeit schon leicht abreißen. Die äußeren Scheidenblätter der kleinen Zwiebeln sind lebhaft, den Blumenblättern ähnlich, gefärbt (87, S. 14); doch ist die Farbe einigermaßen wechselnd: beim Typus mit eiförmiger Hauptzwiebel ist sie purpurbraun, bei der südöstlichen var. *Waldsteinii* (Don) schwarzpurpurn.

A. ampeloprasum besitzt eine kugelig-eiförmige Zwiebel, deren Häute meist weißlich bis silberig schimmern und mit wenigen Rissen unregelmäßig zerreißen (Fig. 205). Die Hauptzwiebel ist der von *A. rotundum* ähnlich, nur nimmt sie bei der Stammrasse der Art, var. *holmense* (Mill.) keinen so erheblichen Teil der Zwiebel ein wie bei den meisten Arten und auch bei der nur kultivierten, nicht so streng schmeckenden und riechenden Rasse *porrum* (L.). Ein guter Teil der Zwiebel wird durch die bei der wilden Rasse stets reichlich ausgebildeten Nebenzwiebeln eingenommen (Fig. 205, 1); deshalb ist die Hauptzwiebel verhältnismäßig schlank und spitz und oft sehr schief; bei der Rasse *porrum* fehlen die Nebenzwiebeln oder sind wenig zahlreich, daher ist die Hauptzwiebel gleichmäßiger ausgebildet und stärker angeschwollen. Bei ihr besitzt das erste Blatt der jungen Hauptzwiebel häufig eine Spreite, öfter aber bilden sich erst ein oder zwei dünnhäutige Scheidenblätter aus, ehe das fleischige Nährblatt folgt. Von den 11 Laubblättern, die regelmäßig zur Entwicklung kommen, tragen (21, S. 8) 5 in ihren Achseln je eine gestielte Knospe, in den Achseln der übrigen oberen Blätter sind die Knospen nur als kleine Hervorragungen ausgebildet. Da die Pflanze meist auf gutem, feuchtem und nährstoffreichem Boden angebaut wird, treten an den Zwiebeln besonders häufig Bildungsabweichungen auf. So findet namentlich der Abschluß des Jahreswachstums öfters nicht regelmäßig statt; schon Irmisch (87, S. 16) beschreibt den Fall, daß neben dem diesjährigen Blütenstengel sofort eine Nebenachse hervorbricht, die 3 Laubblätter und einen weiteren Blütenstengel treibt. Die Hauptzwiebel für das nächste Jahr steht dann in der Achsel, die das oberste Blatt mit diesem zweiten Blütenstengel bildet.

Gleichfalls durch die Kultur veranlaßt ist das oft abweichende Verhalten des Porree bezüglich seiner Lebensdauer. Die wilde Rasse *holmense* ist typisch ausdauernd, wie die übrigen Arten der Gruppe, und ebenso verhalten sich auch Formen des Porree, die z. B. auf dürrem oder armem Boden, auf Schutthaufen u. a. erwachsen sind. Das beweist, daß die beschränkte Lebensdauer mancher

Kulturformen eine noch nicht einmal ganz fixierte Eigenschaft der Rasse ist. In der Kultur werden gewöhnlich die beiden Formengruppen des Sommer- und des Winter-Porrees unterschieden. Der erstere wird bereits früh im Jahre ausgesät und für den Samenbedarf gezogen, er ist meist lebhaft grün; die südliche Herkunft der Art verrät sich dadurch, daß nach Göppert die Zwiebeln eine Kälte von 8—10° nicht mehr aushalten und also bei uns, wenn sie etwa im Boden verbleiben, erfrieren. Der Winter-Porree wird später gesät oder aus Brutzwiebeln vermehrt, ist dunkler grün und entwickelt normaler Weise im ersten Jahre nur eine Zwiebel und eine Laubblattrosette; die Zwiebel wird überwintert und für den Gebrauch im Winter verwendet. Im zweiten Jahre verhalten sich nun die Gartenformen sehr verschieden. Eine Anzahl von ihnen erzeugt außer den Blättern einen sehr kräftigen Blütenstand, der reichlich Früchte hervorbringt; mit dieser ausgiebigen Samenproduktion schwindet aber die Fähigkeit zu vegetativer Vermehrung mehr und mehr, sodaß mitunter die Zwiebel völlig erschöpft wird, es aber jedenfalls zur Ausbildung einer echten Hauptzwiebel nicht kommt. Viel-

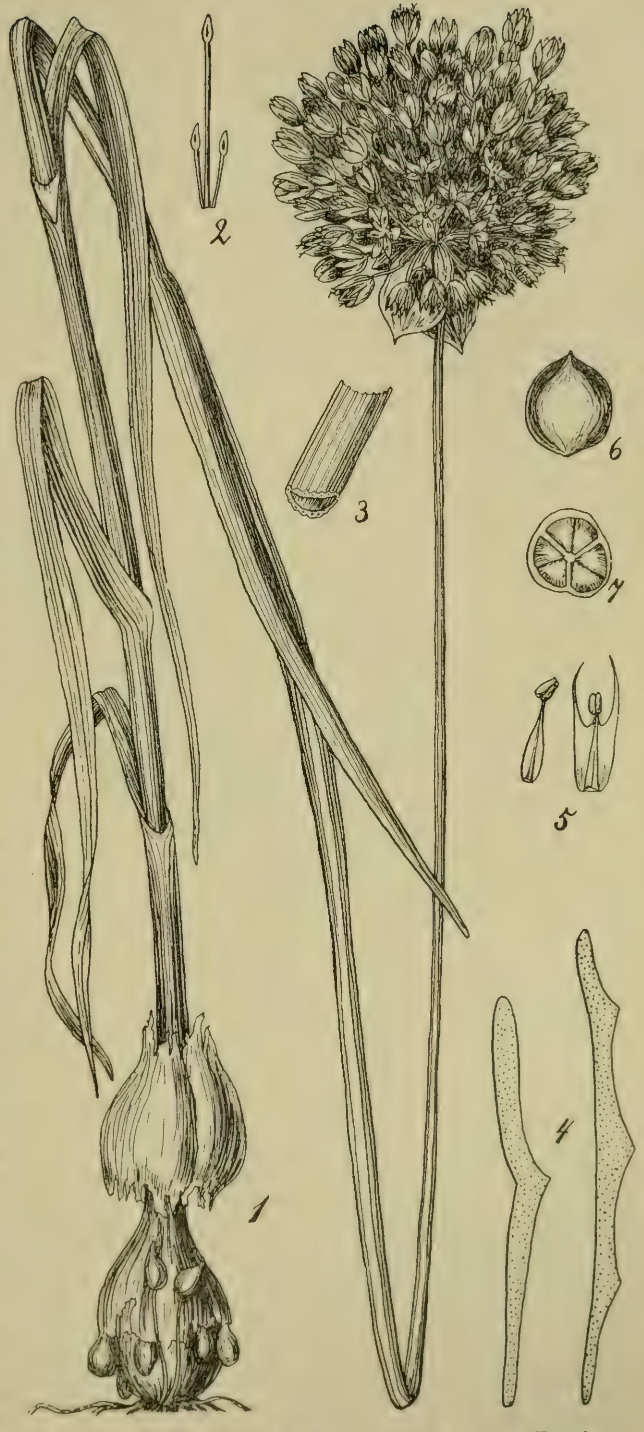


Fig. 204. *Allium rotundum.* 1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Kleine gestielte Nebenzwiebeln, 1 : 1. 3 Stück eines Blattes vom oberen Ende, 2 : 1. 4 Querschnitte durch eine einkielige und eine dreikielige Blattspreite, 8 : 1. 5 Staubblätter, 4 : 1. 6 Fruchtknoten, 5 : 1. 7 Fruchtknoten-Querschnitt 5 : 1. (1 zum Teil Orig. nach Loew, zum Teil nach Reichenbach, 2 nach Irmisch, 3. 5—7 nach Reichenbach, 4 Orig. nach Loew.)

fach kann man samentragende Pflanzen einernten, an denen sich keine lebende Zwiebel mehr befindet; in der Mehrzahl der Fälle aber, und dies beschreibt Koch[1]) als Norm, ist die Zwiebel nicht vollständig erschöpft und an ihrem Boden entstehen vor ihrem Absterben nach der Fruchtreife Nebenzwiebeln, die in nichts wesentlichem von den bekannten Perlzwiebeln verschieden sind. Zwischen diesen typisch zweijährigen bezw. nur kleine Nebenzwiebeln hervorbringenden Formen und den ausdauernden finden sich alle Zwischenformen. Beispielsweise scheinen die rein zweijährigen Pflanzen für das nördlichere Europa charakteristisch zu sein, im Süden aber überwiegend oder oft ausschließlich ausdauernde Pflanzen mit mehreren bis zahlreichen Nebenzwiebeln kultiviert zu werden; so sind u. a. die von Bruck (21) aus Czernowitz beschriebenen Zwiebeln alle reichlich mit großen Nebenzwiebeln versehen und besitzen auch eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Hauptzwiebel. Daß aber auch im nördlichen Deutschland sich solche ausdauernde Formen finden, beweist die Beobachtung

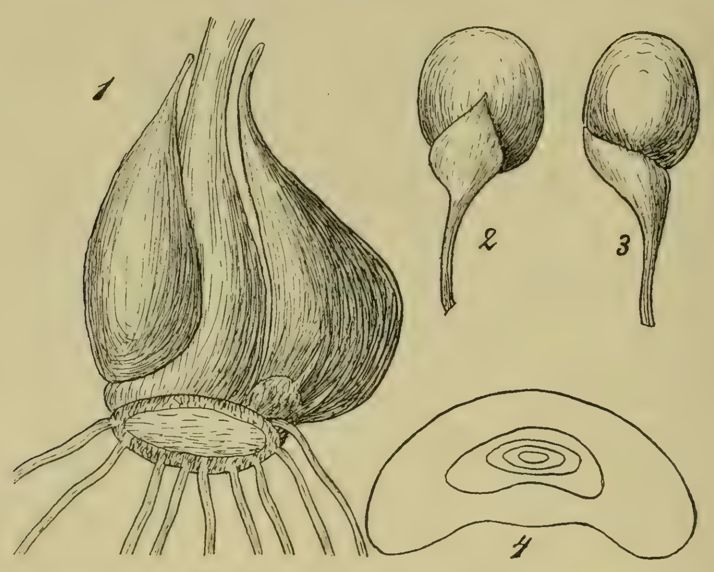


Fig. 205. *Allium ampeloprasum.*
1 Zwiebel mit großer Nebenzwiebel, vergr. 2, 3 Kleine langgestielte Nebenzwiebeln, stärker vergr. 4 Querschnitt durch eine große Nebenzwiebel, etwas vergr. (Orig Loew.)

von Lindemuth[2]), wonach sich selbst überlassener Porree gelegentlich noch im 3. Jahr oder sogar noch später Blütenstengel treibt. Im Gegensatz zu diesen am häufigsten angebauten Formen, bei denen es darauf ankommt, für den Küchengebrauch eine einzelne kräftige Zwiebel zu erziehen und im folgenden Jahre möglichst reichlich Samen zu ernten, zieht man auch lediglich vegetativ vermehrte Formen. Am ausgeprägtesten ist dies bei der Perlzwiebel der Fall, die sicher nur eine fast sterile, schwächliche und schmalblättrige Form des Porree darstellt und nicht, wie früher vielfach angenommen wurde, mit der Rockenbolle zu identifizieren ist (vgl. 4, S. 108). Die Perlzwiebel bildet gewöhnlich keine ausgeprägte Hauptzwiebel, sondern nur Nebenzwiebeln, und die Folge davon ist die spärliche Entwicklung der Blütenstände, in denen fast nie Samen ausgebildet

[1]) Mertens und Koch, Deutschlands Flora. Bd. 2. S. 524.
[2]) Amelung und Lindemuth in Gartenflora. Bd. 41. 1892. S. 109.

werden; die Zunahme der vegetativen Vermehrung bedeutet also auch hier den Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Beim Porree sind die Nebenzwiebeln fast stets sitzend, bei var. *holmense* finden sich neben sitzenden meist mehrere bis zahlreiche gestielte oder auch nur solche (Fig. 205, 2 u. 3). Oft treten neben der Hauptzwiebel eine oder zwei ihr an Größe fast gleiche Nebenzwiebeln auf, sodaß die letztjährige Mutterzwiebel in eine Anzahl fast gleicher Teile zu zerfallen scheint. Bei andern Formen gruppieren sich um die deutlich ausgeprägte Hauptzwiebel zahlreiche, bedeutend kleinere Neben- und Beizwiebeln; am auffallendsten ist das bei der im Gebiet nur in annähernden Formen beobachteten, im Kaukasus und in Südrußland einheimischen var. *pater familias* (Boiss.), bei der die dunkel gefärbten, gestielten Nebenzwiebeln die Hauptzwiebel in besonders großer Zahl umgeben.

Der Bau der Nebenzwiebeln zeigt nach den Untersuchungen von Loew (Manuskr.) nicht viel Besonderheiten. Sie sind meistens stark flachgedrückt, außen von einem häutigen Scheidenblatt umgeben, welches bauchseits eine Längsspalte aufweist und am Ende in eine scharfe, ungespaltene Spitze ausläuft. Das dicke Nährblatt schließt eine flache Spalte ein, in der auf dem Querschnitt ein Blattsproß mit 3 Laubblättern zu erkennen ist (Fig. 205, 4).

In anatomischer Beziehung ist die Zwiebel von *A. scordoprasum* insofern bemerkenswert, als an Stelle der Epidermis parenchymatische, stark verdickte Zellen auftreten, die geeignet erscheinen, der Zwiebel einen Schutz gegen einen von außen kommenden Druck zu gewähren (184, S. 438).

Der Stengel ist bei allen Arten dieser Gruppe ziemlich starr, stielrund und meist glatt; bei *A. scordoprasum* steht er meist starr aufrecht und wird 0,5—1 m lang, bei *A. rotundum* ist er oft gebogen und meist nur bis 80 cm hoch, bei *A. ampeloprasum* oft weniger steif, aber bis 1 m hoch; bei der letztgenannten Art ist er nur im untersten Viertel bis Drittel von den Scheiden der Blätter umgeben. Von *A. scordoprasum* ist eine an trockenen sandigen Orten wachsende, niedrig bleibende Form, var. *arenarium* (L.), bekannt. Im anatomischen Bau schließen sich die Stengel an die andern Arten an; die Epidermiszellen sind nach Loew, der *A. porrum* und *A. scordoprasum* untersuchte, langgestreckt und erscheinen auf dem Querschnitt ziemlich tief, fast palissadenartig; am Grunde enger Gruben liegen die Spaltöffnungen (**154**, S. 190).

Die Blätter sind in der Knospenlage flach zusammengefaltet, sodaß sie am Mittelnerv eine scharfe Kante zeigen und der auftreibende Blattsproß scharf seitlich zusammengedrückt erscheint. Die von *A. scordoprasum* sind schmal bis breit linealisch, meist 6—8, doch auch über 15 mm breit, an der Spitze kapuzenförmig eingezogen, am Rande durch kurze, ziemlich dicke Papillen oder Haare rauh. Ihre Epidermis ist nicht so dick wie die des Stengels, daher sind auch die Spaltöffnungen weniger tief eingesenkt. Ein typisch ausgebildetes Palissadengewebe ist nicht vorhanden, vielmehr besteht das Grüngewebe aus 2—4 Lagen abgerundeter Zellen. Das Innere des Blattes wird von einem farblosen Wasserspeichergewebe eingenommen. Die Gefäßbündel liegen in 2 Reihen je an der inneren Grenze des Grüngewebes (**154**, S. 193). An dünnen Stellen des Blattes, z. B. an mehr schattig erwachsenen Blättern, schwindet das farblose Innengewebe mehr und mehr und die Gefäßbündelreihen rücken so zusammen, daß sie schließlich eine Reihe bilden. Am Blattgrund findet sich, wie auch bei den übrigen Arten dieser Gruppe, die den Stengel umfassende Scheide, die des jüngsten, also innersten Blattes reicht oft bis zur Mitte des Stengels herauf; an ihrem Grunde sind die Scheiden mehr oder weniger durchscheinend. Bei *A. rotundum* sind die Blätter meist viel schmäler, gewöhnlich nur 4—6, bei der var. *angustissimum* A. u. Gr. sogar nur 2—3 mm breit, doch erreichen sie mitunter auch eine Breite von 10 mm. Am Rande sind sie nur schwach rauh, am Mittelstreifen unterseits



Fig. 206. *Allium ampeloprasum.*
1 var. *porrum*, Habitusbild, 1 : 1. 2 Blütenstand von var. *holmense*, 1 : 1. 3 Derselbe im Knospenzustand, 1 : 1. 4 Frucht, 3 : 1. 5 Querschnitt der Frucht, 3 : 1. 6 Blatt-Querschnitt, 6 : 1. (1 z. T. Orig., z. T. nach Reichenbach, 2, 4, 5 nach Reichenbach, 3 u. 6 Orig. Loew.)

meist etwas gekielt; die breiteren unter ihnen zeigen sogar noch 2 schwächere, seitliche Kiele (Loew) von meist ungleicher Stärke (Fig. 204, 4). Diese kommen durch den Randdruck des nächstäußeren Blattes in der Knospenlage zustande. Die Blattscheiden liegen sehr eng an und sind bei der typischen Form glatt, bei var. *Waldsteinii* (Don) rauh. Auch die Rauheit des Blattrandes wechselt einigermaßen, und die var. *Diocletiani* A. u. Gr. hat z. B. an Rändern und Kielen absolut glatte Blätter. Auch bei *A. ampeloprasum* sind die Scheiden glatt oder seltener rauh; die Spreiten dieser Art sind linealisch bis länglich-lanzettlich, bei den wilden Formen nur mäßig, oft nur 4 mm breit, beim Porree aber bis über 20 mm breit; sie sind scharf gekielt, am Kiel und an den Rändern rauh. Beim Porree sind die Blätter meist deutlich graugrün, von ihrer charakteristischen Färbung ist die Bezeichnung „lauchgrün" entnommen.

Der Blütenstand wird am Grunde von 2 Hüllblättern gestützt, die bei *A. scordoprasum* stets deutlich getrennt sind und öfter auch bis zur Blütezeit erhalten bleiben; sie erreichen hier nicht die Länge des Blütenstandes und sind plötzlich zugespitzt, nur bei var. *arenarium* fehlt die Spitze oder ist ganz kurz. Bei den übrigen Arten der Gruppe fällt die Hülle in einem Stück ab, wobei sich die Hüllblätter meist ringsum ablösen oder auch unregelmäßige Stücke zurücklassen; bei *A. rotundum* ist die Hülle kurz und kurz zugespitzt, bei *A. ampeloprasum* kugelig aufgeblasen, lang geschwänzt zugespitzt und daher den Blütenstand weit überragend. Bei *A. scordoprasum* ist der Blütenstand von mäßiger Größe, dicht und kugelig (Fig. 203, 1), bei der schon genannten, wohl eine Kulturform darstellenden var. *Babingtonii* wachsen aus der Dolde öfters kleine gestielte, doldige Teilblütenstände hervor. Der Blütenstand von *A. rotundum* (Fig. 204, 1) ist dem von *A. scordoprasum* ganz ähnlich, oben meist bis über 3 cm breit; bei var. *Preslianum* Regel ist er viel armblütiger als beim Typus und von halbkugeliger Form, bei var. *erectum* (Don) wird er im Gegenteil oft so vielblütig, daß er durch Streckung der mittleren Blütenstiele eine längliche Gestalt annimmt. Ähnliche Verschiedenheiten trifft man bei *A. ampeloprasum*, bei dessen wilder Rasse *holmense* die zahlreichen Blüten kugelig bis halbkugelig angeordnet sind (Fig. 206, 2); bei ihrer seltenen var. *pylium* (De Not.) hat er höchstens die halbe Größe wie beim Typus; beim Porree ist er auch oft kugelig, wird aber häufig breit doldenförmig. Die Blüten sind neben den im Blütenstande vorhandenen Brutzwiebeln in schwankender Zahl ausgebildet; bei *A. scordoprasum* finden sich bald viele bald wenige oder selbst gar keine (var. *ananthum* Beck); bei *A. rotundum* sind fast stets nur Blüten ausgebildet, wenn auch bei var. *Preslianum* in geringerer Zahl; ebenso sind sie bei beiden Rassen von *A. ampeloprasum* meist zahlreich. Die wechselnde Länge der Blütenstiele gibt den Blütenständen ein verschiedenartiges Aussehen: bei *A. scordoprasum* ragen die Blüten mit 1—2 cm langen Stielen über die Brutzwiebeln hervor; bei *A. rotundum* sind die Blütenstiele meist von sehr ungleicher Länge, die inneren bis über 2 cm lang, die äußeren kürzer und herabgebogen; bei *A. ampeloprasum* erreichen die inneren Blütenstiele oft eine Länge von 8 cm und sind am Grunde mit kleinen weißhäutigen Hochblättern versehen.

Besonders bei *A. scordoprasum* treten anstelle der Blüten oft Brutzwiebeln auf, was bei den beiden andern Arten dieser Gruppe nur selten oder gar nicht vorkommt. Bei *A. scordoprasum* sind sie meist zahlreich gedrängt, besitzen eine eiförmige Gestalt und eine dunkelviolette bis schwarzpurpurne Farbe. Zuweilen entwickeln sich an den Brutzwiebeln, wenn sie noch auf der Mutterpflanze sitzen, schmale Blätter (var. *viviparum* Regel); bei var. *arenarium* sind die Brutzwiebeln zwar auch meist zahlreich, bleiben aber sehr klein. Von *A. rotundum* ist keine Brutzwiebelbildung bekannt, bei *A. ampeloprasum* ist sie jedenfalls sehr selten; angegeben wird eine var. *bulbiferum* Lloyd, die schon seit langem an Hecken

und Grabenböschungen auf der Insel d'Yeu (Vendée) und von Guernsey bekannt sein und in der Vendée „Carambole“ genannt werden soll[1]).

Die Perigonblätter der Blüten sind bei *A. scordoprasum* durch ihre dunkel purpurne Farbe sehr ausgezeichnet und haben außen meist einen rauhen Kiel, sie sind eiförmig-lanzettlich, bei var. *arenarium* erheblich kleiner als beim Typus. Die von *A. rotundum* sind länglich bis länglich-lanzettlich, stumpf oder plötzlich stachelspitzig; ihre Farbe ist meist purpurn, seltener rosa oder weißlich, und zugleich mit diesen helleren Färbungen, die sich vorzüglich bei den südwestlichen Rassen *erectum* (Don) und *scaberrimum* (Serres) finden, bildet sich an den Perigonblättern fast stets ein grüner Mittelstreif aus. *A. ampeloprasum* hat lanzettliche bis länglich-lanzettliche, stumpfliche oder spitzliche, an der Außenseite mehr oder weniger warzig-rauhe, selten glatte Perigonblätter, deren Färbung von purpurn bis weißlich schwankt; die Rasse *holmense* zeigt schmälere Perigonblätter von rosenroter bis purpurner Färbung mit stärker warzigem Mittelstreifen, die Porree meist außen glatte, die rosafarbig oder weißlich sind und einen grünen oder rötlich überlaufenen Mittelstreif besitzen.

Charakteristische Merkmale für die Arten dieser Gruppe gibt die Länge und Gestalt ihrer Staubblätter ab. Bei *A. scordoprasum* sind sie kürzer als das Perigon, die Mittelspitze der 3 inneren ist halb so lang als die Seitenspitzen und als der ungeteilte untere Teil des Staubfadens. Bei *A. rotundum* ist das Perigon so lang oder etwas länger als die Staubblätter, die äußeren Staubfäden sind linealisch, an den inneren die Mittelspitze nur $^1/_3$ so lang als die Seitenspitzen und der ungeteilte untere Teil, sodaß aus der Blüte nur die Seitenspitzen hervorragen (Fig. 207 A und B). Bei *A. ampeloprasum* endlich sind die Staubblätter fast um die Hälfte länger als die Perigonblätter (Fig. 208); die äußeren haben längliche, allmählich zugespitzte Staubfäden, an den inneren ist die Mittelspitze etwa halb so lang, seltener (bei *holmense*) ungefähr eben so lang als die Seitenspitzen; bemerkenswert ist, daß die bisher nur in Südistrien beobachtete var. *lussinense* Har. auch an den äußeren Staubfäden 2 verlängerte Seitenspitzen aufweist.

Monströse Blüten sind namentlich bei *A. scordoprasum* beobachtet worden, so Zwillingsblüten von Borbas[2]); auch von *A. ampeloprasum* var. *porrum* werden Monstrositäten mehrfach erwähnt und sind sicher nicht selten. Gagnepain[3]) beschreibt eine Anzahl derselben; so entstehen durch Verwachsung der Doldenstrahlen 2blütige Blütenstiele, und auch 6blütige kommen vor; öfter sind die Staubfäden paarweise so verbunden, daß ein Staubbeutel von dem andern durch einen Zahn getrennt ist und an den Seiten des Gebildes noch 2 Zähne sitzen, die dem benachbarten Staubblatt fehlen. — (G.)

Die Bestäubungseinrichtung der Blüten von *A. scordoprasum*, die sich im Juni und Juli entwickeln, ist nicht genauer untersucht. Die auf langen Stielen ziemlich aufrecht stehenden Blüten haben dunkelpurpurne, glockig zusammenneigende Perigonblätter, welche auch die rötlichen Antheren der Staubblätter in sich einschließen. Der Fruchtknoten ist eiförmig, bei der kleinblütigen var. *arenarium* kugeligeiförmig und deutlich 3kantig. Hunger[4]) gibt für die Blüten von *A. scordoprasum* Apogamie an.

---

[1]) Viaud-Grand-Marais et Ménier, Herborisation à l'Ile d'Yeu (Vendée). Bull. soc. bot. de France. Bd. 24, 1877. S. 369—383.

[2]) V. Borbas, Von der Zwillingsfrucht. Ref. in Bot. Jahresb. Bd. 9, Abt. 1, 188, S. 540.

[3]) Nouvelles notes de tératologie végétale. Bull. soc. hist. nat. Autun. Bd. 13. 1900. S. 37.

[4]) E. H. Hunger, Über einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie bei denselben. Osterprogr. d. Realschule zu Bautzen, 1882.

Die Blüten von *A. rotundum* (Fig. 207) sind vom Juni bis August entwickelt und bilden in großer Anzahl auf Stielen von sehr verschiedener Länge stehend einen ziemlich kugeligen Blütenstand von ca. 30—40 mm Durchmesser; sie sind purpurrot gefärbt und haben einen starken Duft, die äußeren sind abwärts geneigt, die weiter innen stehenden aufgerichtet. Die Blüten sind ausgeprägt protandrisch. Die Perigonblätter, von denen namentlich die äußeren dicke rauhe Kiele besitzen, sind etwa 5 mm lang und neigen auch zur Zeit der vollen Blüte dicht zusammen; nur die fadenförmig verlängerten, seitlichen Fortsätze der 3 inneren Staubfäden ragen aus dem Perigon heraus. Nach dem Aufgehen der Blüte öffnen sich nacheinander die Antheren des inneren Staubblattkreises, später folgen die des äußeren. Der 2—3 mm hohe Fruchtknoten trägt unten 3 schildförmige umrandete, schwach vertiefte Flächen, welche von den verbreiterten, inneren Staubfäden verdeckt werden und sich mit dem aus den Septalnektarien austretenden Nektar bedecken. Im Anfang der Anthese ist noch gar kein Griffel auf dem Fruchtknoten sichtbar; er wächst erst im Verlaufe des Abblühens der Staubblätter hervor, erreicht dann eine Länge von wenig mehr als 1 mm und entwickelt schließlich an seiner Spitze ein glattes, kugeliges, feuchtes Narbenköpfchen. Zu dieser Zeit sind aber, wenn kein Insektenbesuch stattgefunden hat, die Antheren der zuletzt entwickelten, äußeren Staubblätter noch mit Pollen behaftet, und da sich der Griffel so weit streckt, daß seine Narbe die Höhe der Antheren erreicht, so kann jetzt noch leicht spontane Autogamie stattfinden. Bei der versteckten Lage und ziemlich tiefen Bergung des Nektars sind kurzrüsselige Insekten von dessen Genuß ausgeschlossen; als Bestäuber der Blüten sind Grabwespen, verschiedene *Apiden* und langrüsselige *Musciden*, auch Schmetterlinge beobachtet worden; außerdem werden die Blüten auch von andern *Dipteren*, Käfern und Ameisen besucht. Die aus der Blüte hervorragenden Filamentzipfel führen die anfliegenden *Prosopis* und andere Grabwespen und Immen zu den blattartigen Saftdecken, hinter welche sie Rüssel und Kopf zu drängen haben, um zum Nektar zu gelangen, und dienen zugleich den Vorderbeinen als Angriffspunkte für diese Bewegung. Dadurch daß die schmalen äußeren Filamente die von den breiten innern gelassenen Zwischenräume gerade ausfüllen, ist ein seitliches Entwenden des Nektars sehr erschwert oder ganz unmöglich gemacht. Drängt aber das Insekt seinen Kopf von oben her hinter die Saftdecke, so berührt es in jüngeren Blüten unfehlbar die darüber stehende Anthere, in älteren die Narbe und hierdurch ist bei eintretendem Insektenbesuch Fremdbestäubung gesichert (**143**, **169**).

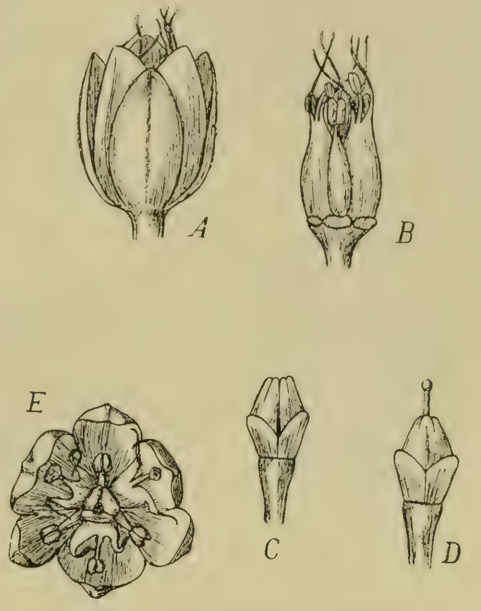


Fig. 207. *Allium rotundum.*
A Blüte von der Seite gesehen. B Blüte im ersten, männlichen Zustand nach Entfernung der Perigonblätter, von der Seite gesehen. C Stempel im ersten, D im zweiten Stadium der Blüte. E Blüte zur Zeit ihrer weitesten Öffnung, grade von oben gesehen. 4 : 1. (Nach Müller.)

Von *A. ampeloprasum* (Fig. 208) fällt die Blütezeit für die Rasse *porrum* in den Juni bis August. Der ungefähr kugelige Blütenstand besteht aus sehr zahlreichen,

oft 2000—3000 langgestielten Blüten und hat einen Durchmesser bis zu 12 cm: die Blütenstiele führen (nach **62**, S. 99) gamotropische Krümmungen nach dem *Primula*-Typus aus. Die etwa 5 mm langen Perigonblätter schließen glockig zusammen und sind rötlichweiß oder weiß mit bläulichrotem oder grünem Mittelstreif. Die Septaldrüsen, welche den Nektar ausscheiden, haben (nach 164) denselben Bau wie bei *A. sphaerocephalum*, der Nektar sammelt sich in dem Zwischenraum zwischen 3 abgeflachten und oben von einem Vorsprung überdeckten Stellen der Fruchtknotenbasis und je einem der 3 inneren Staubfäden, die mit ihrem verbreiterten Teil dem Fruchtknoten anliegen; so ist er kurzrüsseligen Insekten unzugänglich und auch vor Regen geborgen. Die Blüten sind so ausgeprägt protandrisch, daß Autogamie in ihnen gar nicht eintreten kann. Zuerst öffnen sich nacheinander die Antheren der 3 inneren Staubblätter, deren Staubfäden unten blattartig verbreitert sind und oben in 3 Spitzen ausgehen, von denen die seitlichen meist fadenförmig verlängert sind, während die mittlere den Staubbeutel trägt, nachher entwickeln sich ebenso die 3 äußeren Staubblätter, deren Filamente einfach und schmal sind. Beim Stäuben ragen die Antheren etwa um 1 mm aus dem Blüteneingang hervor; zu dieser Zeit ist der Griffel

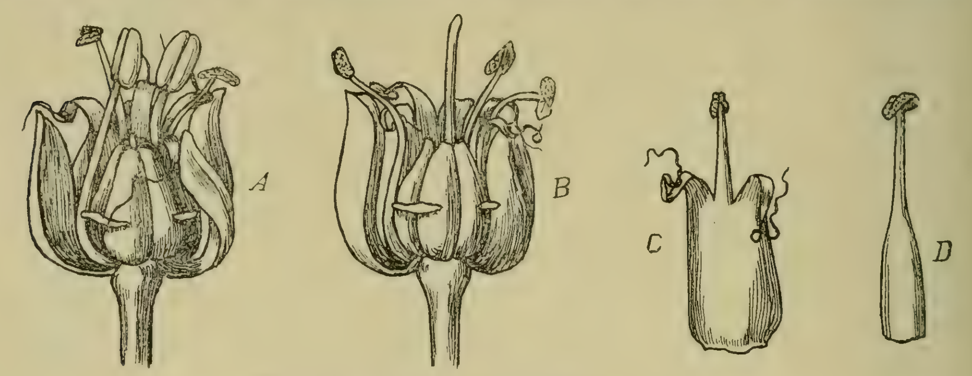


Fig. 208. *Allium ampeloprasum* var. *porrum*.
A Blüte im ersten, männlichen Zustand nach Entfernung von 2 Perigon- und 2 Staubblättern, von der Seite gesehen. B Blüte im zweiten, weiblichen Zustand, ebenso. C ein inneres, D ein äußeres Staubblatt. 5 : 1. (Orig. H. Astheimer.)

noch ganz kurz und in der Grube des 3 mm hohen Fruchtknotens versteckt. Nach dem Verwelken der Antheren und während sich die Staubfäden nach außen beiseite biegen, streckt er sich auf ca. 3 mm Länge und steht um etwa 2 mm aus der Blüte hervor. Als Besucher wurden an den Blüten (im Hohenheimer bot. Garten) Honigbienen, Hummeln und auch Käfer beobachtet (**174**, **98**).

Die Unterart *A. holmense* stimmt (nach Beobachtungen an Exemplaren des Hohenheimer bot. Gartens, Juli 1893) in ihrer Blüteneinrichtung ganz mit *A. porrum* überein, doch blüht sie früher, (nach 4) im April bis Juni. Die Perigonblätter sind länglich-lanzettlich, außen rosa gefärbt mit einer grünen Mittellinie; die geöffneten Antheren ragen um 2, der ausgewachsene Griffel schließlich um 2—2½ mm aus dem Blüteneingang hervor. Auch in den gamotropischen Krümmungen der Blütenstiele verhält sich die Unterart wie *A. porrum* (**62**). Die Nektarabsonderung findet (nach 164) statt wie bei *A. schoenoprasum*. — (K.)

31. Allium vineale L. Weinbergs-Lauch. 32. A. sphaerocephalum L. Kopf-L.

Die Arten dieser Gruppe, zu der noch das in Dalmatien nicht weit von der Grenze unseres Gebietes entfernt bleibende *A. margaritaceum* Sibth. u. Sm.

gehört, sind schon durch ihre stielrunden bis halbstielrunden Blätter von der vorigen sofort zu unterscheiden. Die beiden Arten des Gebietes unterscheiden sich fast stets schon dadurch deutlich voneinander, daß der Blütenstand von *A. vineale* mit seltenen Ausnahmen zahlreiche Zwiebelchen trägt, während bei *A. sphaerocephalum* solche nicht vorkommen; ferner sind bei *A. vineale* die Mittelspitzen der inneren Staubfäden länger als der ungeteilte untere Teil, bei *A. sphaerocephalum* aber erheblich kürzer.

A. vineale ist in den meisten Teilen des Gebietes eine Charakterpflanze der trockenen und sandigen Hügel, ebenso häufig wächst es auf Äckern, an Ackerrändern, Wegrändern, in Weinbergen usw.; fast stets findet sich die Art an sonnigen Stellen, seltener in lichten Gebüschen oder trockenen Wäldern. Auf Aeckern wird sie stellenweise zu einem lästigen Unkraut, weil ihre Neben- und Brutzwiebeln, die an den natürlichen Standorten mehr oder weniger dicht beisammen bleiben, durch das Umpflügen getrennt und über den ganzen Acker verbreitet werden. Die Rasse *Kochii* (Lange) ist eine typische, im Gebiet allerdings nur bei Warnemünde in Mecklenburg beobachtete Dünenpflanze. *A. vineale* ist der einzige Vertreter der Gattung auf den Nordseeinseln, wo es allerdings auch wohl nur eingeschleppt ist. In einigen Teilen Mitteleuropas ist die Art selten oder fehlt sogar ganz, wie z. B. in Nordtirol und Salzburg; in den Gebirgen steigt sie meist nicht weit auf, sie ist in den Walliser Alpen zwar bis zu 1700 m Höhe beobachtet worden, in Südtirol aber nur bis zu 640 m. Außerhalb des Gebietes ist *A. vineale* über fast ganz Europa mit Ausnahme des nördlichsten und östlichsten verbreitet und auch aus Nordamerika bekannt. Die Rasse *Kochii* ist nur noch in Dänemark und Schweden vorhanden.

A. sphaerocephalum wächst auf Lehmäckern, auch auf Weinbergen, an und auf sonnigen Hügeln im mittleren und südlichen Gebiet zerstreut, stellenweise häufig; die nördliche Verbreitung erstreckt sich bis zur mittleren Rheinprovinz, zum Rheingau, nach Offenbach, Unterfranken und vereinzelt wird die Art noch im Fürstentum Waldeck, in Thüringen, bei Halle a. S., Sandersleben und Alsleben gefunden, früher kam sie auch bei Staßfurt vor; östlich wächst sie bis Böhmen und Mähren. Jenseits der Nordgrenze ist *A. sphaerocephalum* mehrfach verschleppt und verwildert beobachtet worden, da es wegen seiner lange dauernden, schönen Blütenköpfe hier und da als Zierpflanze in sonnigen Gärten angepflanzt wird. Innerhalb seines südlichen Verbreitungsgebietes ist es nicht überall gleichmäßig verteilt; so kennt man es z. B. nicht aus Südbayern, Nordtirol, Salzburg, Steiermark, Kärnten und Krain. In den Gebirgen ist die Art im Wallis bei fast 2000 m, in Tirol bei 1300 noch beobachtet worden. Außerhalb Mitteleuropas ist sie noch in England, Frankreich, auf der Iberischen Halbinsel, in Italien und im mittleren und südlichen Rußland verbreitet; auch außerhalb Europas besitzt sie ein ziemlich ausgedehntes Wohngebiet im Kaukasus, in Vorderasien bis nach Persien und in Nordafrika.

Als eine Unterart von *A. sphaerocephalum* ist *A. descendens* L. zu betrachten, welches nur im südlichen Gebiet auf Hügeln und Weinbergen lebt, sonst noch aus Südfrankreich, Italien mit Sizilien, der Balkanhalbinsel bekannt ist und außerhalb Europas vom Kaukasus durch Kleinasien bis nach Syrien und Palästina vorkommt.

Die Zwiebel von *A. vineale* ist ziemlich einfach gebaut (Fig 209, 3—7). Die Hauptzwiebel entsteht in der Achsel, die das vorjährige obere Laubblatt mit dem Blütenstengel bildet. Das erste Blatt dieses Achselsprosses ist fast stets das große, den Hauptteil der Zwiebel ausmachende Speicherblatt, nur selten (87, S. 10; 154, S. 152) beginnt der Sproß mit einem dünnen trockenen pergamentartigen Scheidenblatt, auf welches dann das fleischige Speicherblatt folgt. Dieses ist in seinem Innern von einem etwas schief, aber unmittelbar an der Spitze beginnenden

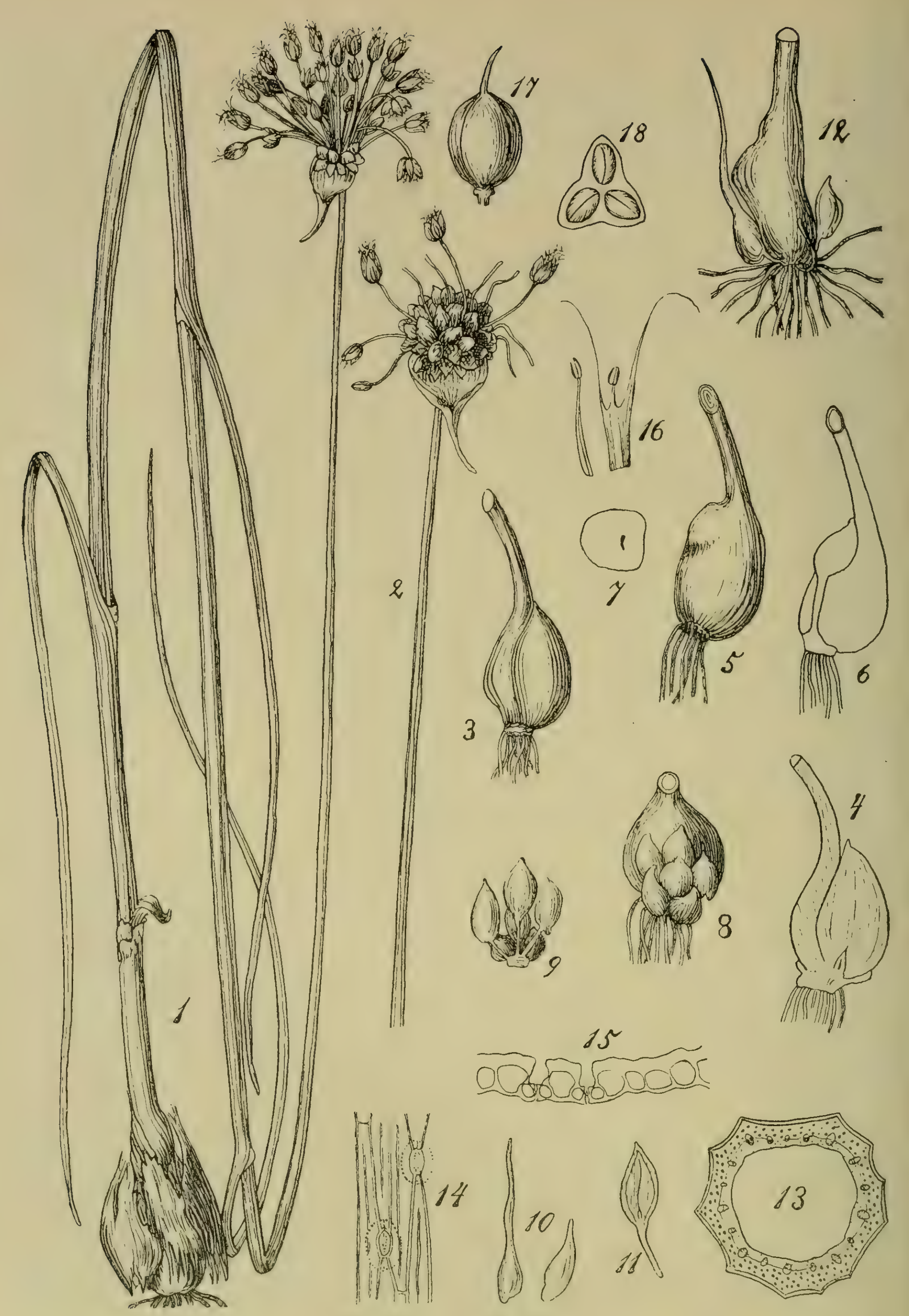


Fig. 209. *Allium vineale.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Blütenstand mit zahlreicheren und größeren Brutzwiebeln, 1 : 1. 3 Hauptzwiebel nach Entfernung der Hüllen, 1 : 1. 4 Dieselbe im Längsschnitt, 1 : 1. 5 Zwiebel mit einer eingeschlossenen gestielten Beizwiebel nach Entfernung einiger Blattbasen, 1 : 1. 6 Dieselbe im Längsschnitt, 1 : 1. 7 Querschnitt durch das Nährblatt, 1 : 1. 8 Hauptzwiebel mit zahlreichen Nebenzwiebeln, 1 : 1. 9 Einige gestielte und sitzende Nebenzwiebeln losgelöst, 1 : 1. 10 Brutzwiebeln aus dem Blütenstande, 1 : 1. 11 Längsschnitt durch eine gestielte Nebenzwiebel, 1 : 1. 12 Zwiebel von var. Kochii, 1 : 1. 13 Blatt-Querschnitt 15 : 1. 14 Spaltöffnungen auf der Blattoberseite, 165 : 1. 15 Querschnitt durch die Epidermis, 165 : 1. 16 Staubblätter, 6 : 1. 17 Fruchtknoten, 6 : 1. 18 Fruchtknoten-Querschnitt, 6 : 1. (1, 2, 16—18 nach Reichenbach, 3—11 nach Irmisch, 12—15 nach Raunkiär.)

Kanal durchzogen, an dessen Grund schon sehr frühzeitig die Knospe für die Laubblätter und den Blütenstand zu erkennen ist. Wenn im Spätsommer die diesjährigen oberirdischen Teile absterben, ist die Zwiebel fertig ausgebildet und wird meist bald frei, da die abgestorbenen Achsen sich auflösen; nur an sehr trockenen Orten bleiben sie öfter längere Zeit sitzen und es umgeben dann hinfällige Scheiden das Gebilde. Die Ruhezeit der Zwiebel dauert nicht lange, denn bereits im Herbst erscheinen am Zwiebelboden die Wurzeln, und auch das Knöspchen im Kanal des Nährblattes beginnt sich zu regen, seine Organe strecken sich und füllen allmählich den Kanal aus. Zuerst entwickelt die Knospe ein ziemlich hohes, scheidenförmiges dünnhäutiges Blatt, welches die inneren Teile umfaßt; mitunter trägt es an der Mündung eine kurze pfriemliche Spitze, die Andeutung einer Spreite. In diesem Zustande verharrt die Pflanze bis zum nächsten Frühjahr, alsdann wachsen aus der Scheide die Laubblätter, 3 oder 4, nach und nach hervor; die lange Scheide des innersten Blattes umschließt den Blütenstengel, der im übrigen völlig unbeblättert bleibt. Während er sich streckt, stirbt das Scheidenblatt bereits ab und das Nährblatt, welches bei der Entwicklung der Laubblätter aufgezehrt wird, ist zur Blütezeit schon fast völlig verschwunden. Auch die Laubblätter, wenigstens die unteren, sind um diese Zeit schon stark im Absterben begriffen oder gänzlich tot. Die junge, eiförmige Zwiebel erscheint dann wieder von den weißlichen, zuletzt sich am Grunde ablösenden Häuten umgeben, die schließlich zerfasern (87, S. 10). Häufig bilden sich außer der Hauptzwiebel mehr oder weniger zahlreiche Nebenzwiebeln (Fig. 209, 8 u. 9) aus, die oft ziemlich groß werden; oft finden sie sich schon in der Achsel des häutigen Scheidenblattes, gewöhnlich aber erst in den Achseln der Laubblätter. Ihre Zahl beträgt 1—6 oder noch mehr; im letzteren Falle erscheinen sie oft gehäuft (Fig. 208. 8). Mit Ausnahme von einigen unteren und oft stark gedrückten sind alle Nebenzwiebeln mehr oder weniger deutlich gestielt. Bei ihnen ist Regel, was bei der Hauptzwiebel Ausnahme ist: sie beginnen mit einem häutigen pergamentartigen Scheidenblatte, welches das Nährblatt und die darin enthaltene kleine Knospe fest umschließt. Die Nebenzwiebeln sind kürzer gestielt als bei dem sonst ähnlich gebauten *A. oleraceum*, und daraus geht der oft dicht rasenförmige Wuchs der aus diesen Beizwiebeln sich entwickelnden Pflanzen von *A. vineale* hervor (**154**, S. 152).

Die Rasse *Kochii,* die oft als eigene Art betrachtet wird, stimmt im Bau der Zwiebeln (Fig. 209, 12) völlig mit dem Typus überein (**154**, S. 152); auch bei ihr kommen trotz ihres Standortes auf Dünen keine Saftwurzeln zur Entwicklung.

Die Zwiebel von *A. sphaerocephalum* (Fig. 210, 2—4) wurde von Loew (Manuskr.) eingehend untersucht. Sie ist eiförmig bis breit-eiförmig und wird von weißen bis bräunlichen Hüllen umgeben, die meist nur mit wenigen Rissen zerreißen. Bei *A. descendens* sind die Häute in der Regel gestreift. Im Gesamtaufbau ist die Zwiebel der von *A. vineale* ähnlich; auf dem Querschnitt (Fig. 210, 4) sieht sie meist schief aus und zeigt an der dem vorjährigen Stengel zugewendeten Seite eine deutliche Furche. Das erste Blatt ist ein fleischiges, die Zwiebel bildendes Nährblatt, welches frühzeitig aufgezehrt wird und bereits gegen Mitte April selbst in Norddeutschland nur noch eine schwammig-weiche Masse darstellt. Aus dem Kanal wächst auch hier zunächst ein Scheidenblatt hervor, welches in eine dünne Mündung ausläuft und oft bereits nach dem Erscheinen der ersten Blätter oberwärts zerstört ist. Auch das nächstfolgende Blatt ist überwiegend scheidenförmig, seine Scheide ist aber derber und endet in eine schräg abgeschnittene Mündung, welche die inneren Blätter fest umfaßt und seitlich eine halbstielrunde, meist ziemlich kurze Spreite trägt. Die nun folgenden eigentlichen Laubblätter zeigen schon Mitte April in ihren Achseln deutliche längliche Knospen. Während 3—4 Laubblätter z. T. schon kräftig verlängerte, z. T. wenigstens gut erkennbare Spreiten haben, ist die Anlage für den Stengel und Blütenstand noch

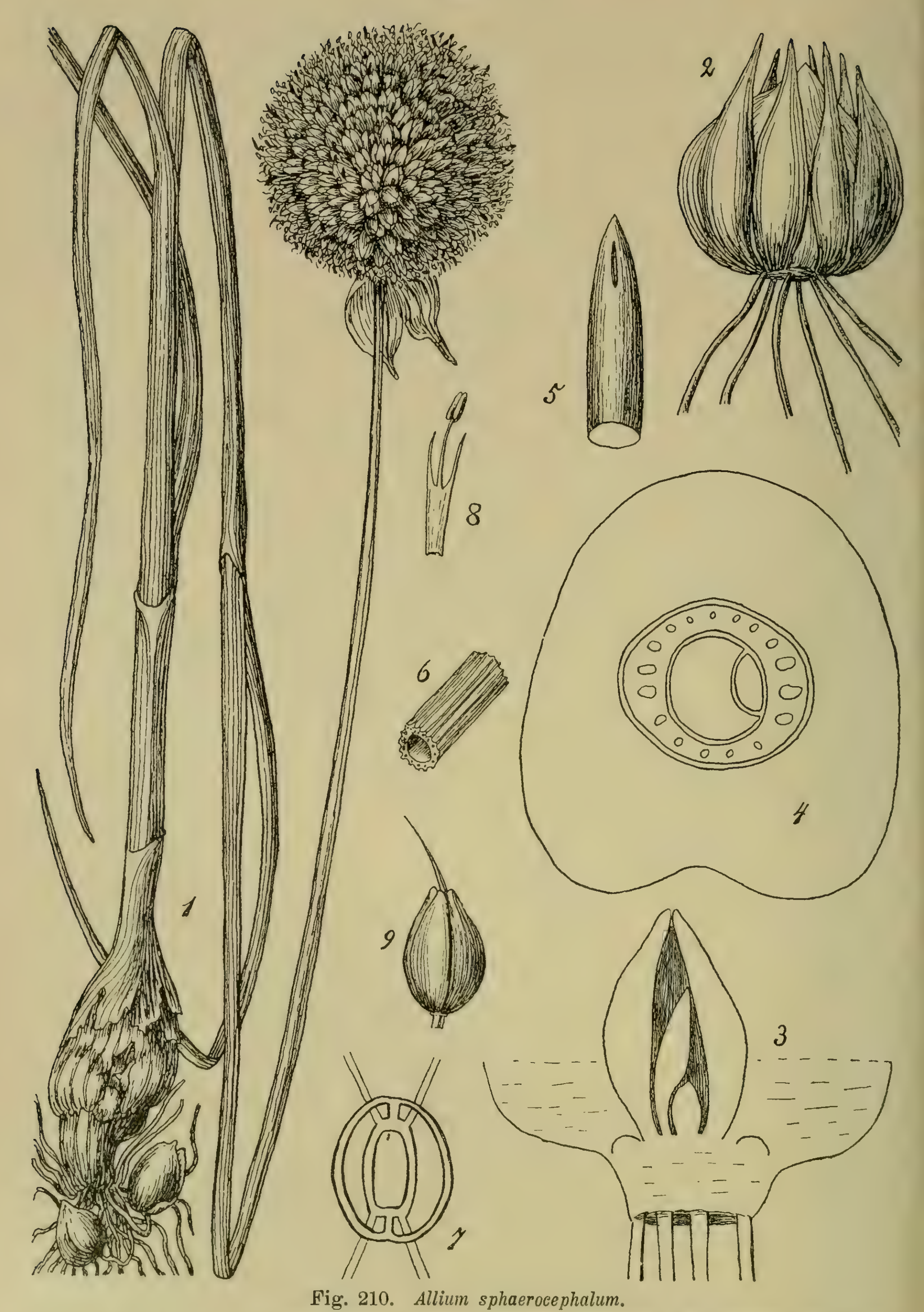


Fig. 210. *Allium sphaerocephalum.*
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Zwiebel mit vielen Seitenzwiebeln nach Entfernung der Hüllen, 2 : 1. 3 Knospe innerhalb des Nährblattes, 4 : 1. 4 Querschnitt der Zwiebel, 4 : 1. 5 Junges Blatt mit Scheidenspalte, ca. 15 : 1. 6 Blattstück, 2 : 1. 7 Spaltöffnung, 650 : 1. 8 Staubblatt, 6 : 1. 9 Frucht, 6 : 1. (1, 6, 8, 9 nach Reichenbach, das übrige Orig. Loew.)

ganz klein und kurz, auch die für die nächstjährige Zwiebel noch sehr undeutlich. An den jungen, noch nicht blühbaren Zwiebeln wird zunächst ein Laubblatt entwickelt, dann zwei und drei; zwischen den beiden letzten, deren oberstes sehr schwach ist, sitzt die Anlage für die neue Zwiebel des nächsten Jahres.

Neben der Hauptzwiebel entstehen aus den Achselknospen der unteren Laubblätter auch hier Nebenzwiebeln, die entweder am Grunde des Zwiebelbodens sitzen bleiben (Fig 210, 2), oder verschieden lang gestielt sind; mitunter sind die Stiele so lang, daß die Nebenzwiebeln bis über die Hauptzwiebel emporgehoben werden. Ist die Hauptzwiebel durch Umpflügen o. ä. zu flach in den Boden oder gar an seine Oberfläche geraten, so ist sie imstande, absteigende Zwiebelsprosse zu erzeugen, wie sie ähnlich auch von *A. oleraceum, Tulipa*, *Galanthus* u. a. bekannt sind (37). *A. descendens* zeichnet sich durch das Fehlen von Nebenwurzeln an der Hauptzwiebel aus.

Der Stengel von *A. vineale* ist dünn und zierlich, besitzt aber eine große mechanische Festigkeit; er wird meist über 30 cm, bis zu 1 m hoch. Der von *A. sphaerocephalum* is meist starr aufrecht, gewöhnlich 40 bis zu 80 cm hoch und nur im unteren Drittel von Blättern umgeben, während der ziemlich hohe Stengel von *A. descendens* bis zur Mitte beblättert ist.

Die Blätter von *A. vineale* sind aus dreikantigem röhrigem Grunde fast ganz stielrund, oberseits schmal-rinnig; bei der Rasse *Kochii* sind sie im unteren Drittel flach-rinnenförmig. Die Oberfläche ist glatt oder schwach rauh. Da die Blätter sehr früh erscheinen und die Pflanze oft an offenen Orten wächst, sind sie oft starker Verdunstung ausgesetzt und zeigen deshalb einen ausgeprägt xerophilen Bau. Die bis über 30 cm langen Blattspreiten haben scharfe Längsrippen, die auf dem Querschnitt (Fig. 209, 13) als scharfe Kanten hervortreten. Die Epidermiszellen sind stark verdickt, ihre Wände bis 10 μ dick, außen noch mit vorspringenden Leisten versteift, die etwa in der Mitte der langgestreckten Zellen verlaufen und auf dem Querschnitt als kleine Kanten oder Kerbungen sichtbar sind; da sie stets nur auf der Außenseite der einzelnen Zellen verlaufen, ohne sich auf die benachbarten unmittelbar fortzusetzen, so erzeugen sie beim Durchziehen der Blätter durch die Finger das Gefühl der Rauhheit, welches den meisten Formen dieser Art eigen ist. Die Spaltöffnungen liegen über alle Seiten des Blattes zerstreut und sind tief eingesenkt (Fig. 209, 14 u. 15). Unter der Epidermis ist das Grüngewebe ringsum im Blatt gelagert; seine äußerste Schicht besteht aus einer Lage ausgeprägten Palissadenparenchyms mit stark verlängerten Zellen, darunter finden sich 1—2 Lagen abgerundeter Chlorophyll führender Zellen. Zwischen diesen und dem Palissadenparenchym liegt ein Kranz von Gefäßbündeln. Innerhalb des Grüngewebes sind Reste eines markartigen Parenchymes bemerkbar; in ganz jungen Blättern füllt es das ganze Innere aus, fällt aber schon sehr frühzeitig zusammen, sodaß nun eine das ganze Blatt durchziehende Höhlung entsteht. Die Rasse *Kochii* zeigt den gleichen Blattbau. (154, S. 192.)

Bei *A. sphaerocephalum* sind die Blätter nur halbstielrund und oberseits weitrinnig, nur an der Spitze stielrundlich; sie erreichen die Länge des Stengels nicht. An den Blättern von *A. descendens* ist auf der Unterseite ein deutlicher Kiel ausgebildet, wodurch die Blätter dreikantig werden.

Der Blütenstand wird bei den Arten dieser Gruppe anfangs von einer bei *A. vineale* lang, bei den andern kurz zugespitzten Hülle umgeben, die bei *A. vineale* so lang oder noch länger als der ganze Blütenstand, einklappig ist und hinfällig; bei *A. sphaerocephalum* wird sie zuletzt oft zweiklappig und ist öfter bleibend; die Hülle von *A. descendens* ist eiförmig und fällt bald ab. Bei *A. vineale* ist der Blütenstand ziemlich klein und fast stets Brutzwiebelchen tragend, die nur selten, so bei der var. *capsuliferum* Koch und vielfach auch bei der Rasse *Kochii*, ganz fehlen. Dagegen sind in dem großen und dichten

Blütenstand von *A. sphaerocephalum* fast immer nur Blüten ausgebildet; nur an der Unterart *descendens* wurde von Borbas eine Dolde mit Bulbillen beobachtet. Die Blütenstände von *A. vineale* spalten sich durch Druck öfter in 2 bis 5 Köpfe.

Die Blütenstiele sind bei *A. vineale* bis zu 25 mm lang; bei *A. sphaerocephalum* stehen in dem kugeligen oder eiförmigen kopfähnlichen Blütenstand die inneren Blüten auf Stielen von etwa der dreifachen Länge des Perigons aufrecht, die Stiele der äußeren sind herabgeschlagen und kaum so lang wie die Blüten. Auch bei *A. descendens* sind die äußeren (sterilen) Blüten herabgeschlagen, die Stiele der mittleren sind dagegen sehr stark verlängert und stehen starr aufrecht, sodaß der Blütenstand zuletzt eiförmig wird und aussieht als wenn er aus zwei Köpfen zusammengesetzt wäre.

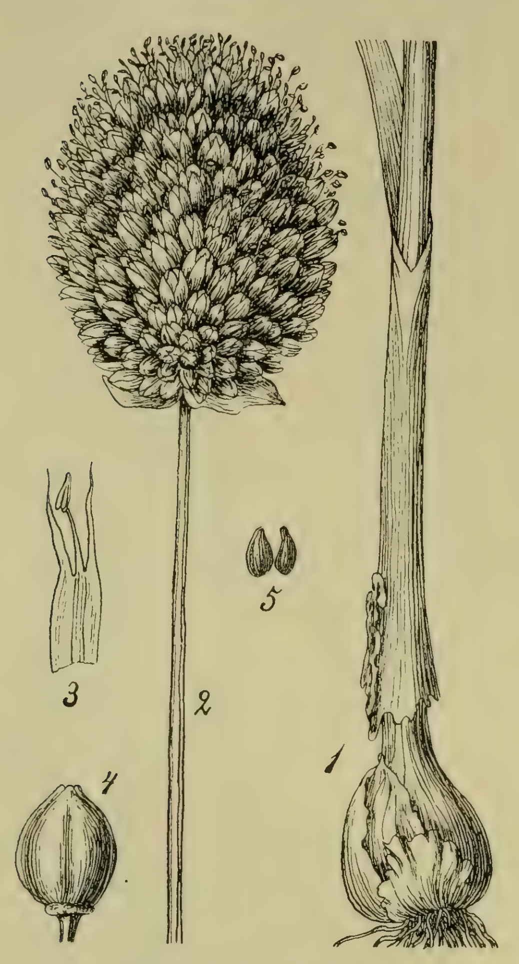


Fig. 211. *Allium descendens.* 1 Zwiebel, 1 : 1. 2 Blütenstand, 1 : 1. 3 Staubblatt, 5 : 1. 4 Frucht, 5 : 1. 5 Samen, vergr. (Nach Reichenbach.)

Die Perigonblätter von *A. vineale* sind meist lanzettlich, stumpf oder spitzlich, außen mit einem glatten Kiele versehen, nur selten und anscheinend nur im südlichen Europa außen rauh (var. *asperiflorum* Reg.); ihre Farbe ist meistens heller oder dunkler purpurn, selten grünlich (var. *virens* Boiss.) oder weißlich. Die var. *capsuliferum* hat meist dunkler gefärbte Perigonblätter und bei Rasse *Kochii* sind sie dunkel karmoisinrot und spitz. *A. spaerocephalum* hat elliptische oder eiförmig-elliptische bis längliche, stumpfe, selten spitze Perigonblätter von 6—7 mm Länge, die an der Außenseite mit einem bald glatten bald rauhen Kiel versehen, selten ganz rauh sind; ihre Farbe ist meist lebhaft bis dunkler purpurn, selten weißlich (var. *viridialbum* Reg.); bei der seltenen var. *bosniacum* (Kumm. u. Sendt.) sind sie zur Blütezeit rosa gefärbt, verbleichen aber später. Bei *A. descendens* sind die Perigonblätter länglich-linealisch und stumpf, purpurrot und nur die äußeren gekielt.

Die Staubblätter sind bei der typischen Form von *A. vineale* anfangs ungefähr so lang wie die Perigonblätter, später strecken sie sich etwa auf die doppelte Länge; bei der Rasse *Kochii* sind indessen die äußeren Staubblätter kürzer und werden auch zuletzt nicht oder nicht viel länger als das Perigon. Bei *A. sphaerocephalum* sind die Staubblätter im Durchschnitt etwas länger als die Perigonblätter; die Staubfäden sind an ihrem Grunde verbreitert und dort mit dem Perigon verbunden; an den inneren ist die Mittelspitze ungefähr so

lang oder etwas länger als die Seitenspitzen und kürzer, ja mitunter nur halb so lang als der untere ungeteilte Teil des Staubfadens. Bei *A. vineale* ist die Mittelspitze länger als der untere Teil, bei *A. descendens* ist sie meist kürzer als die Seitenspitzen. — (G.)

Das Blühen findet bei *A. vineale* im Juni bis August statt. In dem fast kugeligen Blütenstand, der etwa $2^1/_2$—4 cm im Durchmesser hält, nehmen die Blüten während der Anthese eine aufrechte Stellung ein und die 4—5 mm langen Perigonblätter schließen glockig zusammen. Die Protandrie ist auch bei dieser Art so stark ausgeprägt, daß Autogamie nicht stattfinden kann (Fig. 212). Zuerst entwickeln sich die 3 inneren, dann die 3 äußeren Staubblätter, und ihre schmutzigroten Antheren treten quer gestellt $1^1/_2$—2 mm über den Blüteneingang, während der auf einem 3 mm hohen Fruchtknoten stehende Griffel noch kurz, narbenlos und in der Blüte eingeschlossen ist. Dann verwelken die Staubfäden, ziehen dadurch die nun bereits entleerten Antheren in die Blüte zurück, und jetzt streckt sich der Griffel so weit, daß seine sich entwickelnde Narbe in derselben Höhe über dem Perigon steht, welche vorher die Antheren eingenommen hatten. Die Septaldrüsen, deren Bau (nach 164) so ist wie bei *A. sphaerocephalum*, sondern reichlichen Nektar aus, der sich im Blütengrunde ansammelt und dort gegen Regen besonders durch die fadenförmigen Seitenspitzen der 3 blattartig verbreiterten inneren Staubfäden geschützt ist, welche aus der Blüte heraushängen; die Filamente der äußeren Staubblätter sind ganz schmal. Die Pollenkörner sind (nach **208**) bläulich-weiß, von brotförmiger Gestalt, 44 μ lang, 23 μ breit, außen mit zarten Warzen besetzt. Die Besucher der Blüten, Hummeln und *Musciden*, können nur Fremdbestäubungen vollziehen. (**174**, **102**, K.)

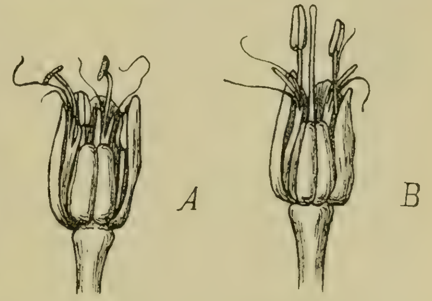


Fig. 212. *Allium vineale.*
A Blüte im ersten, B im zweiten Zustand, nach Entfernung von 2 Perigon- und 2 Staubblättern, von der Seite gesehen. 4 : 1. (Orig. H. Astheimer.)

Die Blüten der Unterart *Kochii*, welche dunkelrote Perigonblätter haben, sind auf ihre Bestäubungseinrichtung nicht genauer untersucht.

A. sphaerocephalum blüht im Juni und Juli, mitunter auch noch im August und September. Die Blüten öffnen sich in zentrifugaler Reihenfolge und stehen so, daß die inneren auf ihren längeren Stielen aufwärts, die seitlichen wagerecht oder nach unten gerichtet sind. Sie sind protandrisch, jedoch mit Wahrung der Möglichkeit von Autogamie. Die Perigonblätter sind ungefähr 6 mm lang und schließen glockig zusammen; die rotvioletten oder rosaroten, auf dem Rücken mit einem grünlichroten Kiele versehenen äußeren Perigonblätter sind in der Regel ein wenig kürzer als die ganz violett oder rosarot gefärbten inneren und an ihrem Grunde etwas ausgesackt. Die 3 inneren Staubblätter haben Filamente von 8 mm Länge, die sich ungefähr in der Höhe der Perigonblattspitzen in 3 parallele Fäden teilen; der mittlere, welcher ungefähr so lang oder etwas länger als die seitlichen ist, trägt die Anthere, die sich beim Stäuben wagerecht oder sogar extrors stellt. Zuerst platzen nach einander die Antheren der inneren dann ebenso die der äußeren mit einfachen Filamenten versehenen Staubblätter auf. Der Griffel, der zur Zeit des Verstäubens der inneren Staubblätter noch ziemlich kurz ist, streckt sich dann in der Regel so schnell, daß er noch während der Anthese der äußeren Staubblätter ausgewachsen ist und seine Narbe entwickelt hat; da nun diese sich in großer Nähe der Antheren befindet, so kann

am Schluß des Blühens spontane Selbstbestäubung leicht eintreten. Nektar wird reichlich in Septalnektarien abgesondert, die als Spalten am Grunde des Fruchtknotens oberhalb des Gefäßbündelringes beginnen, bis zur mittleren Höhe des Fruchtknotens hinaufsteigen und dadurch nach außen münden, daß die Fruchtblätter eine kurze Strecke weit in ihrer ganzen Ausdehnung in den Scheidewänden auseinander weichen (164). Die Blüten werden von zahlreichen Insekten, besonders von *Hymenopteren* und *Lepidopteren,* doch auch von Fliegen und Käfern besucht, die neben Fremdbestäubung auch Autogamie vollziehen können. (**169**, **145**, **102**.)

Bei der Unterart *A. descendens* sind die Perigonblätter viel schmäler, sodaß die Blüten sehr schlank erscheinen; die kurz gestielten und herabgebogenen äußeren Blüten sind stets unfruchtbar. Im übrigen ist die Blüteneinrichtung nicht näher bekannt. — (K.)

Nach Hunger (a. a. O.) sind die Blüten von *A. vineale* bisweilen apogam. Der Aufbau der in den Blütenständen dieser Art fast immer vorhandenen Brutzwiebeln ist nach Seignette (176) folgender. Sie finden sich innerhalb der weiten Hüllblätter meist sitzend, doch auch kurz gestielt, und zeigen in der morphologischen Anordnung ihrer Organe viele Ähnlichkeit mit den oben besprochenen Nebenzwiebeln; nur besitzt das äußerste Blatt an seiner Spitze oft eine deutliche Spreite, sodaß das Gebilde eine bereits Blätter treibende Zwiebel vortäuscht. Derartige Zwiebelchen finden sich sowohl beim Typus bei Formen, in deren Blütenstand Zwiebeln und Blüten gemischt sind, wie auch bei der nicht gerade seltenen var. *compactum* (Thuill.), bei der nur Zwiebeln[1]), aber keine Blüten vorhanden sind; die Zwiebeln sind hier in einen dichten festen Kopf zusammengedrängt und durch den starken gegenseitigen Druck abgeplattet, sie fallen oft frühzeitig ab. Meist sind die Zwiebelchen weißlich oder grünlich gefärbt, oft aber auch mehr oder weniger lebhaft rot (var. *fuscescens* A. u. Gr.).

Blütenmißbildungen sind bei *A. vineale* öfter beobachtet worden; so z. B. Zwillingsblüten[2]), nicht allzu selten durch Verschmelzung der Doldenstrahlen entstandene Doppelblüten, gespaltene und verbänderte Blütenstände[3]). Masters[4]) fand Exemplare, deren Stengelenden in eine rings geschlossene hornförmige Scheide eingeschlossen waren; darin befand sich ein becherförmiges Perigon, dessen Enden ungleich zerschlitzt waren; Griffel und Staubblätter fehlten, die Mitte der Blüte war von einer knopfförmigen Wucherung eingenommen, an der die Samenanlagen saßen.

Die Samen von *A. vineale* sind öfter dem Getreide beigemengt; so wird die Pflanze auch vom Menschen durch Aussaat verbreitet. — (G.)

2. Sektion. *Rhiziridcum* Don.

Die Arten dieser Sektion haben, ebenso wie alle noch folgenden Arten der Gattung, entweder lauter einfache Staubfäden, oder wenn die inneren ein wenig verbreitert sind, so besitzen sie am Grunde jederseits einen kurzen Zahn, der nie so lang wird wie die Mittelspitze. Die Grundachsen mehrerer früheren Jahrgänge bleiben im Zusammenhang und bilden eine wagerechte Scheinachse von der Form eines Rhizomes; die Basis der Blätter ist nur wenig verdickt, sodaß eine echte Speicherzwiebel (im Sinne von Loew) nicht zustande kommt. Bei den einzelnen Arten entwickelt oft die Hauptknospe schon zur Blütezeit ihrer Mutterachse ein Laubblatt, auf welches ein Scheidenblatt folgt, oder ihr

[1]) Vgl. auch Potonié in Biolog. Centralblatt. Bd. 14, 1894, S. 11—20.

[2]) Borbas, a. a. O.

[3]) E. H. L. Krause in Botan. Centralblatt. Bd. 77, 1899, S. 258.

[4]) M. T. Masters, A heterodox onion. Journ. of Botany. Bd. 26, 1888, S. 219.

erstes Blatt ist schon ein Scheidenblatt; alle übrigen Blätter, die bis zu 8 gebildet werden, sind flache oder schwach rinnige Laubblätter, die in der Knospe flach aufeinander liegen. Der dicht kugelige bis halbkugelige Blütenstand entwickelt niemals Zwiebelchen; seine Hülle ist 2—3spaltig und fällt nicht ab, ihre Abschnitte sind nicht zugespitzt. Die Gruppe zeigt demnach in vielen Hinsichten ein recht abweichendes Verhalten von den vorher besprochenen Arten.

33. Allium victorialis L. Allermannsharnisch. 34. A. strictum Schrad. Steifblättriger Lauch.

Beide Arten sind durch die Reste der vorjährigen Blätter, welche die Zwiebel als Fasern dicht umgeben, sehr ausgezeichnet; die äußeren Zwiebelschuppen liefern dabei ein dichtes Fasernetz, welches das Ganze einschließt. Die mit den Fasern besetzten Grundachsenstücke besonders von *A. victorialis* spielen schon seit grauer Vorzeit eine große Rolle als Amulett und Heilmittel: sie sollen den Träger unter gewissen Voraussetzungen schuß- und hiebfest machen, worauf sich auch der deutsche Name der Art bezieht. Der Glaube an ihre Schutzkraft, namentlich gegen Behexung des Viehes, ist noch heute in Deutschland hie und da fest eingewurzelt zu finden. Da auch die knolligen und faserigen Grundachsen von *Gladiolus*-Arten und noch andere in ähnlicher Weise vielfach benutzt wurden, so wurden und werden sie z. T. noch in den Apotheken gehalten und voneinander unterschieden. Die länglichen *Allium*-Zwiebeln werden als Radix Victorialis maris seu longae, die dickeren *Gladiolus*-Knollen als Radix Victorialis feminae seu rotundae bezeichnet, und dem entsprechend nennt das Volk die ersten männlichen (Männlein), die letzteren weiblichen (Fräulein) Allermannsharnisch; jener soll als Aphrodisiacum bezw. Liebeszauber bei weiblichen Menschen und Tieren, dieser umgekehrt bei männlichen wirksam sein. Auch Alraune wurden aus den Zwiebeln und Grundachsen von *A. victorialis* hergestellt (4, S. 117). Bemerkenswert ist, daß noch jetzt in großen Berliner Warenhäusern die „glückbringenden“ faserigen Reste beider Gattungen in Glaskapseln eingeschlossen zu einem recht ansehnlichen Preise feilgeboten werden.

A. victorialis (Fig. 213) wächst an felsigen Orten, am liebsten zwischen Gerölle, auch an Grasplätzen, an den Rändern sonniger Gebüsche u. ä., und zwar fast nur in den höheren Gebirgen des südlichen Gebietes. In der subalpinen und alpinen Region der Alpen ist es ziemlich verbreitet, wächst z. B. im Berninagebiet gern an feuchten Stellen, in der „Tropfregion“ unterhalb der Felsen[1]), findet sich im genannten Gebirgsstock am liebsten im Schutz von *Juniperus*-Gebüsch, auch im Bergföhrengebüsch ein und steigt mit dem Wacholder bis zu 2500 m an[2]); im Wallis kommt die Art in einer Höhenlage von 1500 bis ca. 2200 m, in Tirol etwa zwischen 1700 und 2300 m vor. Im Zuge der Alpen lebt sie von den Seealpen bis zu den südöstlichsten Ausläufern in Istrien, ja bis Montenegro usw.; nördlich der Alpen ist sie nur im Jura, in den südlichen Vogesen (früher auch aus dem Schwarzwald) und in den Sudeten bekannt. Außerhalb des Gebietes wächst die Pflanze fast in den ganzen Karpaten, im Westen in Frankreich auf den Pyrenäen, und auf der Iberischen Halbinsel, südöstlich noch auf der nördlichen Balkanhalbinsel. Weiter zieht sie sich vom Kaukasus durch einen großen Teil des gemäßigten Asien und fehlt auch in Nordamerika nicht.

A. strictum findet sich an ähnlichen Orten wie die vorhergehende Art; ihr Wohngebiet ist größer, die Pflanze aber viel weniger verbreitet und in den meisten Gegenden, in denen sie vorkommt, selten. An ihren nördlicheren Stand-

---

[1]) H. Brockmann-Jerosch, Die Flora des Puschlav. 1907. S. 101.

[2]) E. Rübel, Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. 1912. S. 337.

orten wächst sie besonders auf Basalt und Phonolith, so im nördlichen Böhmen, am Probsthainer Spitzberg im Schlesien, am Bielstein in Hessen und unweit des Meißners; die Angaben für Thüringen (Kyffhäuser usw.) sind höchst zweifelhaft. In den Alpen ist die Art bis etwa 2500 m verbreitet, bleibt aber vielfach erheblich unter dieser Höhe zurück. Außerhalb unseres Gebietes ist *A. strictum* in Europa nur noch aus dem südlichen Rußland bekannt; sonst noch vom Kaukasus, aus Kleinasien und Nordpersien, woran sich sein Hauptverbreitungsgebiet in Sibirien anschließt. Hier kommt es bis nach Ostasien vor und ist selbst auf der Insel Sachalin noch gefunden worden. Die geographische Verbreitung in Europa weist ein recht zerrissenes Bild auf, die in den Alpen voneinander entfernten Standorte machen den Eindruck eines sog. Reliktentypus.

Die Grundachsen und Zwiebeln beider Arten, die von Loew (siehe S. 392) eingehend untersucht worden sind, zeigen sehr viel Übereinstimmung.



Fig. 213. *Allium victorialis.*
Im Bernina-Heutal, 2200—2500 m hoch, mit *Juniperus nana.*
(Orig. Photo Dr. E. Rübel.)

Die Grundachse steigt schräg auf und trägt an der Spitze die zylindrische bis schlank-spindelförmige, bei *A. strictum* mitunter schlank-eiförmige Zwiebel, deren Länge bei *A. victorialis* ca. 3—10 cm, bei *A. strictum* sogar oft noch mehr erreicht. Das dichte Fasernetz hat bei ersterer Art eine braune, seltener eine schwärzliche, bei letzter eine gelb- bis graubraune Farbe. Auch der morphologische Aufbau ist bei beiden Arten sehr ähnlich. Die Grundachse läßt deutlich etwa 3, mitunter auch mehr, bei *A. strictum* anscheinend meist nur 2 Jahrgänge erkennen. Jedes Glied der Grundachse ist nach oben etwas verjüngt und trägt oben das wieder breitere des nächsten Jahrganges aufgesetzt (Fig. 215, 10); alle Glieder sind besonders an ihren unteren Teilen reichlich mit Wurzeln besetzt. Die Grundachse von *A. strictum* ist erheblich dünner als die von *A. victorialis*. Als echte Geröllpflanze hat es die alljährliche Erhöhung



Fig. 214. *Allium victorialis.*
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Blüte, 2 : 1. 3 Frucht, 2 : 1. 4 Äußeres und inneres Staubblatt, 4 : 1. 5 Erstarkungszustand einer jungen Pflanze, 1 : 1. (1—4 nach Reichenbach, 5 nach Loew.)

seines Vegetationspunktes mit den Waldpflanzen gemeinsam, bei denen die Erhöhung der Bodenoberfläche durch das abgefallene Laub und durch die im Boden wühlenden und die Bodenbestandteile heraufschaffenden Tiere, wie Regenwürmer u. a., erfolgt; für die Geröllpflanzen geschieht eine solche Erhöhung durch Geröll und Erde, die am Abhang herabgewaschen werden. Sind die aufgeschütteten Massen besonders mächtig, so verlängert sich das nächstjährige Glied der Grundachse, indem es völlig stielartig werden kann, so stark, bis die neuen Wurzeln wieder in die normale Tiefe zu liegen kommen. Beim Unterbleiben derartiger Aufschüttungen, wie auch z. B. in der Regel bei der Gartenkultur, verlängert sich die Grundachse zwar nur wenig, mindestens aber doch um so viel, wie die Dicke der an ihr dicht gedrängt sitzenden Blattbasen ausmacht und infolgedessen ragt der Vegetationskegel allmählich über die Bodenoberfläche empor. Dann wird die Pflanze durch Verkleinerung und endliche Verkümmerung der Blätter geschwächt und geht durch Vertrocknen an der Sonne zugrunde; deshalb kann sie sich an solchen Stellen nur einige Jahre halten, und man muß bei ihrer Kultur den Kunstgriff anwenden, sie stets nach einigen Jahren tiefer zu setzen.

Bei *A. victorialis* steht die Hauptknospe in der Achsel des obersten Laubblattes und entwickelt sich sehr früh; sie hat im Frühjahr, wenn der Stengel sich noch kaum gestreckt hat und der Blütenstand noch auf ganz kurzem Stiele im Grunde der Zwiebel verborgen ist, bereits etwa die Hälfte der Länge des Blütenstandes oder mehr erreicht. Aus der Abbildung (Fig. 215, 3) geht hervor, daß die Grundachse ein Sympodium darstellt. Der neue Sproß beginnt mit 3 abwechselnd 2zeilig gestellten Niederblättern, denen 3 oder noch mehr ebenso stehende Laubblätter folgen. Diese sind in der Knospenlage eigentümlich längs gefaltet, sodaß sie auf dem Querschnitt (Fig. 215, 4) in einer unregelmäßigen Wellenlinie erscheinen. Außer der Erneuerungs-(Haupt-)Knospe kann (nach Loew stets) noch in der Achsel des zweitobersten Laubblattes eine Knospe entstehen, die zunächst eine Verzweigung der Grundachse, außerdem aber auch eine vegetative Vermehrung bewirkt; sie ist also als eine Vermehrungsknospe aufzufassen wie die Nebenzwiebeln der vorhergehenden Arten. Im Jugendzustande, vor der ersten Ausbildung eines Blütenstandes, wächst der Vermehrungssproß in derselben Weise wie eine junge aus Samen hervorgegangene Pflanze als Monopodium heran, da bis zur Ausbildung des endständigen Blütenstandes die Endknospe während des Winters ruht, um im Frühjahr wieder eine neue Sproßgeneration zu erzeugen.

An einer solchen jugendlichen, im Erstarkungsstadium stehenden Pflanze fand Loew Mitte Juli die alte absterbende Grundachse etwa 2 cm lang und 1.3 cm dick; an ihr waren die Narben früherer Laubblätter als Ringe sichtbar, außerdem eine Anzahl bereits absterbender Wurzeln vorhanden. Die Faserhülle der diesjährigen Zwiebel bestand augenscheinlich aus den Resten der Blattscheiden des vorhergehenden Jahres, von denen die weicheren parenchymatischen Elemente verwest und nur die derberen faserigen Stränge erhalten geblieben waren. Während an älteren Exemplaren 4 oder mehr solche Faserhüllen übereinander liegen, fanden sich an den jungen Pflanzen nur 2 vor, und unter der inneren lag eine dünne durchscheinende, nicht zerfaserte Haut, der Rest einer den Laubblättern vorausgehenden Niederblattscheide. Die lebenden, etwas verzweigten diesjährigen Wurzeln durchbrachen die abgestorbenen Hüllen; sie erreichen eine Länge bis zu 20 cm bei etwa 1 bis $1^1/_2$ mm Dicke. Aus dem Erdboden ragt zunächst die aus der Scheidenhülle oben herauswachsende Scheide des unteren Laubblattes hervor, welche die des zweiten Laubblattes so umfaßt, daß sie nur wenig über die Mündung der unteren hervorragt. Die untersuchte junge Pflanze besaß außer den genannten beiden Laubblättern noch ein drittes, welches aber im Juli noch ganz in der Scheide des innersten Blattes eingeschlossen

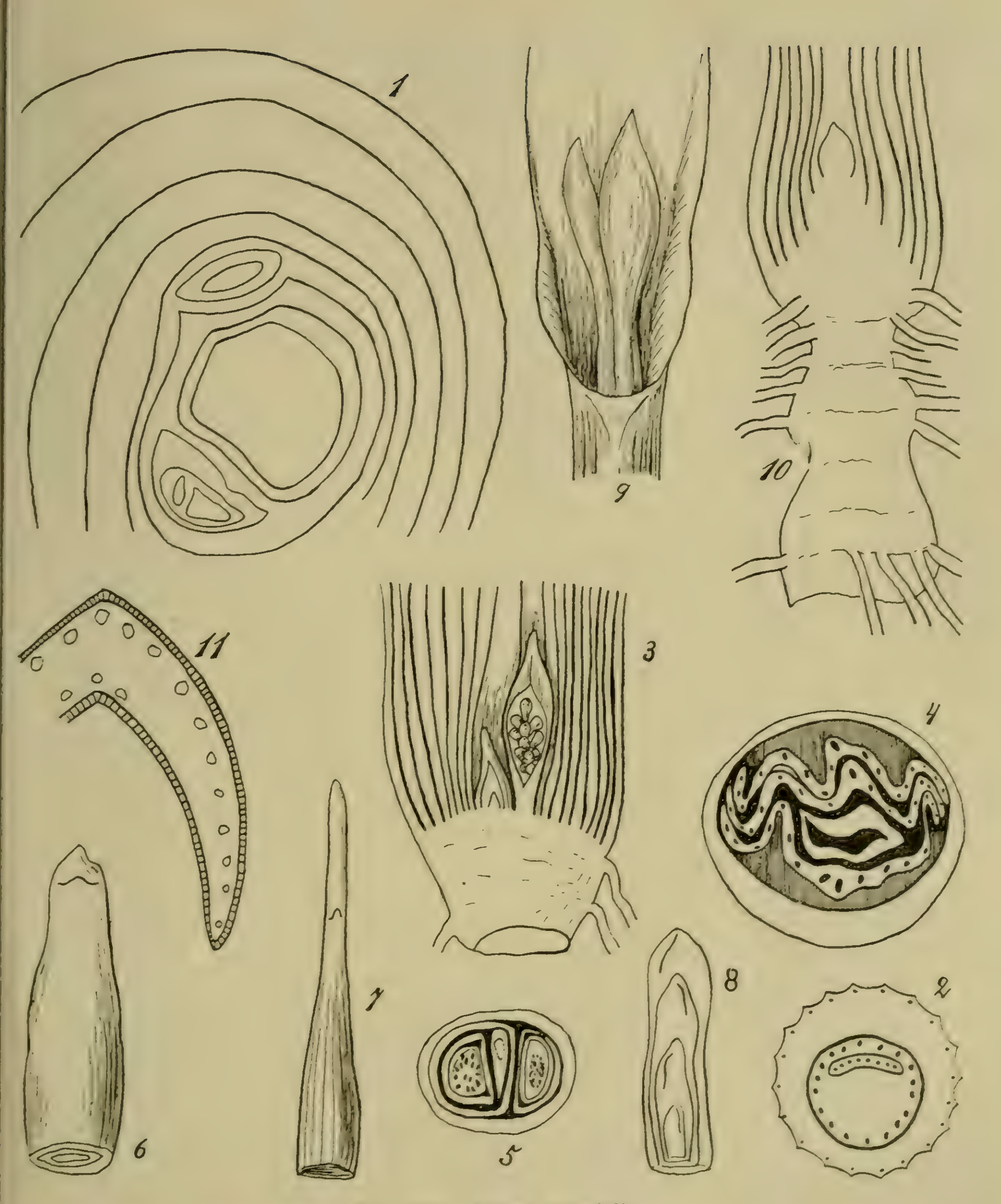


Fig. 215. *Allium victorialis.*

1 Querschnitt durch eine blühende Zwiebel, 4 : 1. 2 Querschnitt durch Fig. 214. 5 unter der Scheide des untersten Laubblattes, 3½ : 1. 3 Längsschnitt durch die Basis eines zum ersten Mal blühbaren Sproßes, 2 : 1. 4 Querschnitt durch den Terminaltrieb eines blühbaren Sprosses, 3½ : 1. 5 Querschnitt durch die unterste Basis einer blühbaren Pflanze, 3½ : 1. 6 Frei präparierter Verjüngungssproß von der Scheidenseite, 1 : 1. 7 Erstes Niederblatt eines nicht blühbaren Verjüngungssprosses von der Scheidenseite, 1 : 2. 8 Medianer Längsschnitt durch 4 aufeinander folgende Niederblätter, 1 : 2. 9 Frei präparierter junger Blütenstand und Verjüngungssproß vgl. 3 : 2 : 1. 10 Längsschnitt durch die aufsteigende Grundachse mit mehreren Jahrgängen, 1 : 1. 11 Querschnitt durch den Blattstiel. (Nach Loew, z. T. Orig.)

war; auf dem Querschnitt erschien es als dünne Gewebeplatte, die nur von einer Reihe von Gefäßbündeln durchzogen war, aber bereits reichlich Chlorophyll entwickelt hatte (Fig. 215, 2). Die Scheidenmündungen an den folgenden Blättern sind der Blattstellung entsprechend abwechselnd nach der Vorder- und Hinterseite des Sproßes gerichtet, und zwar das erste mit der Scheidenmündung nach vorn, mit seiner größten Dicke, dem Rücken, nach hinten u. s. f. (Fig. 215, 8). In ihren oberen Teilen sind die stets geschlossenen Blattscheiden nur von einem Kreise von Gefäßbündeln durchzogen, gegen den Grund zerteilen sie sich und sind entsprechend ihrer stärkeren Inanspruchnahme mehr von mechanischen Elementen begleitet; an der dickeren Rückenseite der Scheiden finden sich mindestens zwei Lagen von Gefäßbündeln, an der Bauchseite nur eine. Die erwähnten Laubblätter umschließen an ihrem Grunde die Anlage für den nächstjährigen Sproß, der im Juli bereits eine Länge von mehreren Zentimetern erreicht hatte. Er besteht aus 3 scheidenförmigen, wenig fleischigen Niederblättern und 3 durch die wellige Knospenlage leicht kenntlichen Laubblättern; der Rücken des untersten Niederblattes fällt nach vorn, setzt also die Blattstellungsfolge des diesjährigen Sproßes unmittelbar fort, ebenso die folgenden.

Sobald die Pflanze sich zur Blühreife gekräftigt hat, tritt der oben erwähnte sympodiale Aufbau ein. Auf dem Längsschnitt (Fig. 215, 3) sieht man oberhalb des stark angeschwollenen diesjährigen Stammgrundes 4 röhrenförmige Scheidenblätter, welche die Basen von Laubblättern sind; auf sie folgen, auf dem Längsschnitt nicht deutlich von ihnen geschieden, noch 4 Scheiden, welche die Basen von Niederblättern sind, und endlich weiter innen nochmals 2 Scheiden, welche den jungen innerhalb der innersten entstehenden Blütenstand an seinem Grunde umfassen (vgl. das Habitusbild Fig. 214, 1). Neben dem Blütenstand ist die früher erwähnte Fortsetzungsknospe sichtbar. Ob die Hülle des Blütenstandes bei *A. victorialis* aus einem oder zwei Hüllblättern besteht, ist nach Loew (109, S. 6) nicht sicher, doch neigt er zu der Annahme, daß ursprünglich nur ein Hüllblatt angelegt sei und die beiden später erscheinenden Spitzen durch das zungenförmige Auswachsen des Blattscheidenwulstes an seinem Vorder- und Hinterrande zustande kämen; so ergebe sich auch das von Schumann erwähnte „vogelkopfähnliche" Aussehen. Auf Querschnitten erkennt man zunächst oben wieder die eigenartig gefaltete Knospenlage der Laubblätter, zwischen denen die Spitze der Hülle des Blütenstandes sichtbar wird (Fig. 215, 4), deren am Grunde scheidenförmige Gestalt an einem Schnitt unterhalb der Blütenanlagen deutlich wird. Noch tiefer erscheint nur der Blütenstengel, ein Zeichen, daß die Hülle durch ein Stengelglied über die grundständigen Laubblätter erhoben ist; zugleich sehen von hier an die jungen Laubblätter nicht mehr rinnig gefaltet aus, sondern legen sich flach gegeneinander. Dieser Teil der Blätter wird also zu dem später sich stielartig in die Scheide verjüngenden Blattgrunde. Weiter unten umfassen sich dann die Blätter ringförmig, d. h. ihre geschlossenen Scheidenteile sind durchschnitten, ähnlich wie in Fig. 215, 5. Von den 2 Knospen, die nach Loew stets zur Ausbildung kommen, steht eine, die Haupt- oder Fortsetzungsknospe, in der Achsel der obersten, die zweite in der Achsel des vorletzten Laubblattes. Anstatt daß aber die Hauptknospe, wie man nach der Blattstellung annehmen müßte, median auf die Hinterseite der Abstammungsachse fiele, steht sie in Wirklichkeit rechts vom Hauptsproß, es hat also eine Verschiebung oder Drehung um 90 ° stattgefunden; auch bei einigen andern *Allium*-Arten fand Leow eine solche Verschiebung normal median angelegter Sprosse. Der Hauptknospe gegenüber, also ebenfalls um 90 ° seitlich, steht die Vermehrungsknospe. Das regelmäßige Auftreten einer solchen Vermehrungsknospe und die hierdurch bedingte Verzweigung der Grundachse veranlaßt den für ältere Pflanzen von *A. victorialis* charakteristischen dicht rasen-

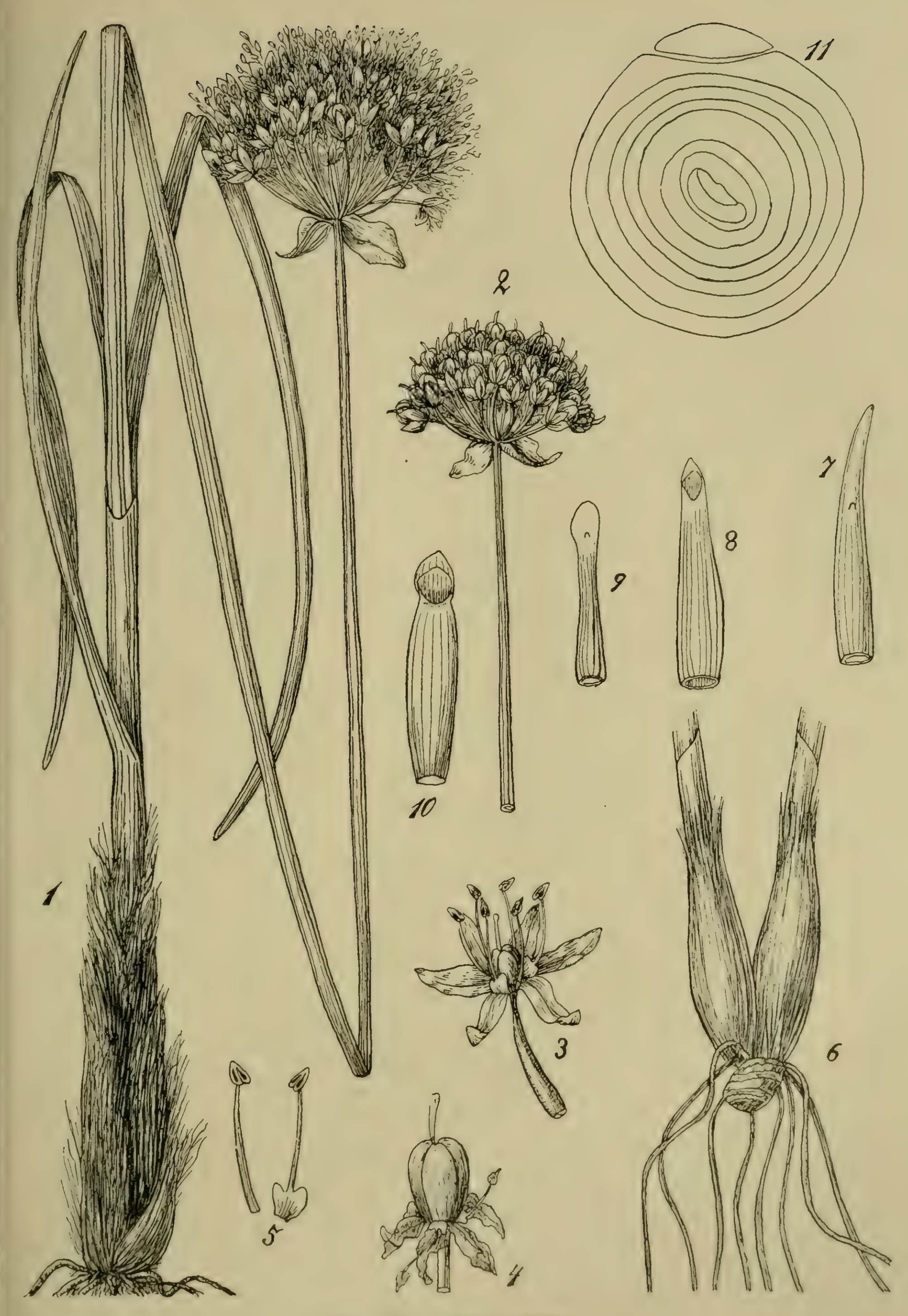


Fig. 216. *Allium strictum.*
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Blütenstand, andere Form, 1 : 1. 3 Blüte, 4 : 1. 4 Frucht, 4 : 1. 5 Äußeres und inneres Staubblatt, 6 : 1. 6 Unterer Teil einer Pflanze, 1 : 1. 7 Erstes Niederblatt des Verjüngungssprosses, 4 : 1. 8—10 Zweites, drittes und fünftes Niederblatt, 4 : 1. 11 Querschnitt durch einen Verjüngungssproß, $3^1/_2$: 1. (1—5 nach Reichenbach, 6—11 nach Loew.)

förmigen Wuchs, wie er namentlich in alpinen Lagen zu beobachten und bekanntlich auch vielen anderen alpinen und hochalpinen Gewächsen eigen ist. Da jede der schmalen Zwiebeln an den dicht nebeneinander aufstrebenden Grundachsentrieben mit ihrem dichten Faserfilz umgeben ist, so ergibt sich daraus für die ganze Pflanze ein sehr wirksamer Kälte- und Windschutz.

Die beiden Seitensprosse in den obersten Blattachseln besaßen an den von Loew untersuchten Exemplaren kurz nach der Blütezeit bereits eine Länge von 5—16 und eine Dicke bis zu 1,4 cm; an wild wachsenden Exemplaren sind diese Verjüngungssprosse kürzer und dünner, an einem Exemplar des Riesengebirges fand sie Loew nur 3,5 cm lang und 4—6 mm dick, und noch schwächere sammelte er in den Alpen. Fig. 215, 6 zeigt das Bild eines kräftigen Verjüngungssprosses, der die Anlage für einen Blütenstand einschließt, Fig. 215, 7 das eines anderen ohne Blütenanlagen; er wird durch das in eine auffallend lange Spitze ausgehende Niederblatt verlängert. Der Aufbau der Verjüngungssprosse steht nach Loew (109, S. 9) in enger Beziehung zu den Lebensverhältnissen der Pflanze, die durch ihre Eigenschaft als Hochgebirgsbewohnerin gegeben sind. Eigentliche Speicherblätter kommen überhaupt nicht zur Ausbildung; die bei den früher geschilderten *Allium*-Arten zu Speicherorganen entwickelten Niederblätter bilden hier nur die Schutzhülle für die darunter verborgenen Laubblätter und die von der Hülle noch weiter geschützte Infloreszenz. Als Ablagerungsstelle für Reservestoffe dient wesentlich nur die Grundachse, die deshalb ein kräftiges Längen- und Dickenwachstum besitzt, und mehrere, mindestens 3—4 Jahre ausdauert. Hierin gleicht *A. victorialis* weniger den *Allium*-Arten mit Speicherzwiebeln, als einer Rhizompflanze, wie etwa *Veratrum*.

Bei in der Ebene kultivierten Exemplaren beginnt das Austreiben der bereits im Vorjahre sehr geförderten Verjüngungssprosse bisweilen schon Mitte März (A. Braun a. a. O.). Auch im botanischen Garten zu Dahlem erschienen 1912 schon in den letzten Märztagen die Sproßspitzen über der Erde, die Mehrzahl der Blätter war etwa Mitte April entwickelt und am 1. Mai hatten sich die Blütenstengel gestreckt und die Blütenstände etwa die Größe einer Haselnuß erreicht. Über die Zeit des Austreibens im Gebirge liegen bestimmte Angaben nicht vor, doch meint Loew, daß es in der alpinen Region vor Mitte Mai nicht zu erwarten sei, sodaß die Assimilationszeit auf etwa 4 Monate geschätzt werden könne. Eine eigentliche Ruheperiode macht die Pflanze gar nicht durch, sie behält ihre Blätter bis zum Herbst und ein Vegetationsstillstand der Grundachse und ihrer Knospen wird nur durch den Winter bewirkt. Xerophytische Anpassungen sind also gar nicht entwickelt. Dagegen erfordert es, sagt Loew (a. a. O. S. 11), die lange Winterruhe, daß die Pflanze einen beträchtlichen Kälteschutz besitzt. Außer der schon besprochenen rasenartigen Zusammendrängung der Sprosse zeigt sie die Anpassung, daß das junge Laub und der Blütenstand unter einer Hülle von 4—5 Niederblättern geborgen ist und diese wiederum von den sehr widerstandsfähigen Scheidenröhren der vorausgehenden Laubblätter, die sich im Winter wenigstens teilweise erhalten, wie von einem 4—5 schichtigen Futteral eingeschlossen sind. Schließlich bildet noch die alte Netzfaserhülle der Grundachse einen äußersten Wärmemantel. In besonderer Weise wird nach der Darstellung von Loew die Einwirkung von Temperaturschwankungen auf den jungen Sproß durch die Struktur der erwähnten Hülle von Niederblättern verhindert. Das äußerste von ihnen (vgl. Fig. 216, 11) ist auf dem Rücken zweikielig und liegt mit seinem Rücken der Mutterachse an; es entspricht also nach seinem morphologischen Charakter und nach seiner Stellung einem Vorblatt. Es besitzt eine etwa wellenförmig geschlungene Scheidenöffnung und darüber den vorher erwähnten Spitzenteil. Das zweite Niederblatt ist beträchtlich kürzer, sieht aber sonst ähnlich aus und ist gleichfalls auf einer Seite flach;

sein nach hinten gelegener Scheidenspalt befindet sich dicht unter der Spitze und wird beim Austreiben des Sprosses von dem folgenden Blatte durchwachsen. Das dritte Niederblatt stellt eine oben offene Scheide dar, deren Ränder mit dünnen silberglänzenden Fasern besetzt sind. Ähnliche Fasern füllen auch die Hohlräume unterhalb der Spitzen der ineinander steckenden Niederblätter aus (Fig. 215, 8), die abwechselnd nach vorn und hinten sich öffnende Scheiden zeigen. Auch an dem 5. Niederblatt, welches den Laubblättern vorangeht, ließ sich an der Spitze ein Haarfaserschopf erkennen. Die Fasermasse kommt dadurch zustande, daß die beiderseitigen Epidermen zweier zunächst übereinander liegenden Niederblätter miteinander verschmelzen und das darunter liegende Gewebe eine stark lückige, mit Luft erfüllte Beschaffenheit annimmt, die sich auch durch das silberglänzende Aussehen dieser Partie zu erkennen gibt. Die stärkste Entwicklung findet dieses an Asbestfasern erinnernde Gewebe an dem geöffneten Scheidenspalt des Niederblattes. Auch das innerste Laubblatt, welches dem jungen Verjüngungssproß unmittelbar vorausgeht, trägt in seiner Scheidenhöhlung dieselbe Haarbekleidung. Der Scheidenspalt ist oben in der Nähe seiner Öffnung sehr eng und durch das Aneinanderliegen der Bauch- und Rückenseite fast geschlossen, erst etwa 3 cm tiefer erweitert er sich zu einer halbkugeligen Höhlung und ist dort völlig mit dem filzigen Haargewebe überdeckt. Ähnlich wie bei vielen andern Gebirgspflanzen, aber auch bei Steppenpflanzen, z. B. an der Zwiebel der *Tulipa*-Arten aus der *Praecox*-Gruppe, handelt es sich hier um sehr wirksame Schutzeinrichtungen gegen plötzliche Temperaturschwankungen durch Lagen von schlechten Wärmeleitern, die das Eindringen hoher Kälte beträchtlich verlangsamen.

Die Laubblattanlagen der Verjüngungsknospen finden sich nach Loew (a. a. O., S. 13) meist zu 3 oder 4 und erreichen während des Knospenzustandes eine Länge von nur 1,5—2 cm bei einer Breite von etwa 5 mm. Die Niederblätter derselben Knospe nehmen von außen nach innen ungefähr von 11 auf 4 cm Länge ab. Die röhrenförmig geschlossenen Teile der Laubblätter sind um diese Zeit sehr kurz, die Ränder der Scheidenöffnung gehen ganz allmählich in den Rand der Spreite über. Schon sehr früh treten an den Blattspreiten die 2—3 Längsrinnen auf, die das eigenartige Querschnittbild (Fig. 215, 4) bedingen; an dem später den Blattstiel liefernden Teile des Blattes zwischen Scheide und Spreite fehlt die Wellung. In das Laubblatt treten 15—18 Gefäßbündel ein.

Die Bewurzelung des Verjüngungssprosses beginnt schon in dessen erstem Lebensjahr, etwa Mitte Juli; die Nebenwurzeln des nächstälteren Grundachsenteiles bleiben aber noch bis zur Blütezeit des dazu gehörigen Sprosses am Leben, an den weiter folgenden noch älteren Grundachsenteilen sterben sie ab. Saftwurzeln (kontraktile Zugwurzeln) fand Loew nicht, doch meint er, sie würden an jüngeren Erstarkungsstadien wohl vorhanden sein.

Bezüglich des Sproßaufbaues von *A. strictum* macht Loew (110, S. 52 ff.) folgende Angaben. An den blühfähigen Exemplaren des Berliner botanischen Gartens hatte der Verjüngungssproß (Fig. 216, 11) in der Achsel des obersten Laubblattes kurz nach dem Blühen des Hauptsprosses Ende Juli bereits eine Länge von etwa 8 cm bei einer Dicke von 1 cm; wild gewachsene Pflanzen hatten jedoch nur etwa 5 cm lange und 3—4 mm dicke Erneuerungssprosse. Wie bei *A. victorialis* zeigte der Sproß mehrere äußere Niederblätter und innen Laubblätter, die bis zu 12 an kultivierten Exemplaren im Oktober vorhanden waren, welche bereits die Blütenanlagen innerhalb der Spatha erkennen ließen; im Juli, vor Anlage des Blütenstandes waren nur 9—10 Blätter zu finden, ein Beweis, daß die Ausbildung des Verjüngungssprosses im Spätsommer weiter fortschreitet. Die äußersten Niederblätter haben bald, wie bei der vorigen Art, einen verlängerten Spitzenteil (Fig. 216, 7), bald eine wenig entwickelte und in Fasern aufgelöste Spitze; auch das zweite und dritte Niederblatt tragen an der Spitze oft nur eine dünne Faser-

haut. Im Herbst untersuchte Pflanzen ließen einen fast ununterbrochenen Übergang zwischen Nieder- und Laubblättern erkennen, derart, daß das 5. Niederblatt eine löffelförmige Spreite (Fig. 216, 10) vom vierten Teil der Länge der Scheide, das 6. eine vollkommene Spreite besaß, die länger war als die Scheide. Die Spreiten sind an den Seitenrändern faltig eingeschlagen und umschließen so die Spreite des folgenden Blattes; hierin sieht Loew eine Erscheinung von stammesgeschichtlicher Bedeutung, da sie offenbar die bei *A. victorialis* so ausgeprägte Längsfaltung der Blattfläche in reduzierter Form wiederholt. In dieser Falte präge sich die Stammesverwandtschaft zwischen *A. victorialis* und *A. strictum* aus, da bei den übrigen Arten der Gruppe *Rhizirideum* die Blätter in der Knospenlage ganz flach aufeinander liegen. Die Blätter der Verjüngungsknospe nehmen von außen nach innen regelmäßig an Länge ab. Die junge Hülle des Blütenstandes hat einen kurzen, etwas bauchigen Scheidenteil und einen zarthäutigen Spitzenteil, an dessen Seite die Scheidenöffnung liegt; auch hier scheint nach Loew nur ein einziges Spathablatt ausgegliedert zu sein. Am Scheitel des jungen Blütenstandes sind im Herbst bereits die Blütenanlagen erkennbar.

Die für *A. victorialis* beschriebene Filzbekleidung an den Niederblättern ließ sich bei *A. strictum* nur in Spuren nachweisen. Loew fand sie innerhalb der Scheidenhöhlung des dritten Niederblattes entwickelt, aber nicht selten schimmerte an Verjüngungssprossen die grüne Laubblattspitze durch die sie umgebende dünne Faserhülle der Niederblätter deutlich durch. Der Kälteschutz des jungen Sprosses im Winter wird hier also fast ausschließlich durch die röhrenförmigen Blattscheiden und die mehrschichtige Faserhülle besorgt. Diese Faserhülle geht (110, S. 56) keineswegs aus den mechanischen Elementen hervor, welche die Gefäßbündel der Blattscheiden begleiten; denn während die Bündel in den Scheidenröhren vorwiegend parallel nebeneinander verlaufen und nur unten an der Sproßbasis, wo die Wurzelansätze liegen, vereinzelte Anastomosen bilden, umschließt die spätere Netzfaserhülle die ganze Basis des Sprosses bis zu einer Ausdehnung von 6—8 cm aufwärts als ein sehr engmaschiges, dicht verfilztes und unregelmäßiges Netz. An den noch nicht zerfaserten Scheiden liegen unter der stark verholzten Epidermis in die Länge gestreckte und mit den Spitzen ineinander greifende sklerotische Fasern, aus denen die späteren Netzfasern hervorgehen, indem die Sklerenchymmassen bei weiter fortschreitender Verrottung der Scheiden zerklüftet werden und anastomosenartig auseinander weichen. Besonders die Innenseite der Scheiden besteht fast ganz aus den schwer zerstörbaren Sklerenchymfasern und liefert wohl die Hauptmasse der schließlich übrig bleibenden Faserhülle. Bei *A. victorialis* entsteht diese wahrscheinlich in ähnlicher Weise. Aus dem Vorkommen von *A. strictum* auf trockeneren Standorten, an wärmeren und tiefer gelegenen Örtlichkeiten in Gebirgen, ja selbst in Steppengebieten mit ausgeprägter Sommertrockenheit erklärt sich nach Loew wohl sein schwächeres Kälteschutzbedürfnis und seine stärkere Xerophilie; in letzterer Hinsicht ist anzunehmen, daß die Niederblattschutzhülle die jungen Blattanlagen des Sprosses auch während der Trockenperiode in Steppengebieten oder auf Felsboden in montanen Regionen gegen die Gefahr des Austrocknens in ausreichender Weise zu schützen vermag (110, S. 58).

So haben die eingehenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Loew nicht nur die nahe Verwandtschaft von *A. victorialis* und *A. strictum*, sondern auch ihre ökologisch isolierte Stellung gegenüber andern in Europa einheimischen Arten erwiesen. Nur diesen beiden Arten sind die zahlreichen Niederblätter eigen, die im Winter noch die gesamten jungen Laubblätter einschließen; bei den andern Arten der Gruppe *Rhizirideum* beginnen die Verjüngungssprosse mit Laubblättern.

Der entwickelte Stengel ist bei beiden Arten rund und entweder starr aufgerichtet oder bogig ansteigend, meist nur unter der Mitte beblättert; bei *A. victorialis* trägt er meist 2—3, bei *A. strictum* oft nur 1, mitunter aber auch bis 4 Blätter. Die Blätter von *A. victorialis* sind flach bis auf die noch deutlich sichtbare Längsrippung, die von der Knospenlage herrührt; ihre Gestalt ist länglich-lanzettlich bis länglich-elliptisch, selten fast eiförmig, ihre Breite beträgt meist 2—3 cm, selten bis zu 8 cm; am Grunde sind sie in einen deutlichen Stiel verschmälert, an der Spitze stumpf oder spitz. Erheblich schmäler sind die Blätter von *A. strictum*, meist nicht über 5 mm breit, von linealischer oder höchstens breit-linealischer Gestalt, oberseits flach, unterseits gewölbt; ihr Rand ist sehr fein aber deutlich gezähnelt. Bei beiden Arten sind die Blätter kürzer, selten so lang wie der Stengel. Der Querschnitt eines Blattes von *A. strictum* zeigt auf der gewölbten Unterseite einen kielartigen Vorsprung; es besitzt ein bifazial angeordnetes Assimilationsparenchym und eine doppelte Reihe von etwa 18—20 Gefäßbündeln (110, S. 55).

Der Blütenstand ist bei beiden Arten von einer häutigen weißlichen Hülle von der ungefähren Länge des Blütenstandes umgeben; sie spaltet sich bei *A. strictum* fast stets, bei *A. victorialis* oft unterhalb ihrer beiden Spitzen in 2 eiförmige oder rundliche Klappen. Die Blütenstände sind vielblütig und bilden einen lockeren oder, besonders bei *A. strictum*, dichten kugeligen oder halbkugeligen Kopf, der sich selten bei *A. victorialis* etwas verlängert. Vor dem Aufblühen ist der Blütenstand von *A. victorialis* nickend, der von *A. strictum* aufrecht. Die Blütenstiele sind so lang bis doppelt so lang wie die Blüten. Die Perigonblätter von *A. victorialis* sind etwa 5 mm lang und stumpflich, die äußeren länglich bis länglich-eiförmig, die inneren eiförmig oder länglich-eiförmig; die von *A. strictum* haben ungefähr dieselbe Länge, sind stumpf oder seltener spitzlich, die äußeren und inneren länglich-eiförmig bis länglich-lanzettlich. Die Staubblätter werden bei beiden Arten bis um die Hälfte länger als das Perigon; die äußeren Staubfäden sind bei *A. victorialis* pfriemlich-lanzettlich, die inneren lanzettlich bis linealisch-lanzettlich und in eine pfriemliche Spitze verschmälert (Fig. 214, 4); bei *A. strictum* sind die Staubfäden am Grunde unter sich und mit dem Perigon verbunden, die äußeren aus verbreitertem Grunde linealisch, die inneren am Grunde eiförmig und meist jederseits mit einem kurzen stumpfen oder spitzen Zahn versehen (Fig. 216, 5); die sehr eigenartige Rasse *Christii* (Janka) aus der Schweiz hat schmale Staubfäden, die alle am Grunde ungezähnt sind. — (G.)

Das Blühen fällt bei *A. victorialis* im Gebirge in den Juli und August. Dabei richtet sich der Blütenstand, der aus zahlreichen gelblichen, (nach 63, S. 59) anombrophoben Blüten besteht, auf; die etwa 10 mm langen Blütenstiele führen gamotropische Bewegungen nach dem *Primula*-Typus aus (62, S. 99). Die innersten Blüten entwickeln sich zuerst, und das Aufblühen schreitet oft sehr langsam nach der Peripherie fort; jede Blüte bleibt (nach 62, S. 83) zwei Tage oder noch länger geöffnet. Die weißlichen oder gelblichen Perigonblätter neigen sich beim Aufblühen glockig zusammen (Fig. 217 A), breiten sich aber später weit aus, oder schlagen sich sogar etwas nach hinten, sodaß der von 3 Septaldrüsen reichlich abgesonderte Nektar, der in Form von 3 Tröpfchen zwischen dem Fruchtknotengrunde und je einem der 3 inneren Staubblätter geborgen wird, auch kurzrüsseligen Insekten zugänglich ist (Fig. 217 D). Die 3 äußeren Staubblätter sind etwas kürzer und am Grunde schmäler als die inneren; letztere stäuben zuerst, und ihre Antheren sind oft schon abgefallen, bevor die der äußeren Staubblätter aufgesprungen sind; die geöffneten Antheren ragen aus dem Perigon hervor. Währenddem ist der Griffel in der Regel noch ganz unentwickelt, und erst später verlängert er sich so, daß die nun

entwickelte kleine Narbe die verwelkten Antheren etwas überragt (Fig. 217 B, C). In diesen ausgeprägt protandrischen Blüten können die Insekten, die sich sehr zahlreich an ihnen einfinden, nur Fremdbestäubungen vollziehen. Doch beobachtete Schulz im Riesengebirge auch einige Stöcke mit homogamen oder

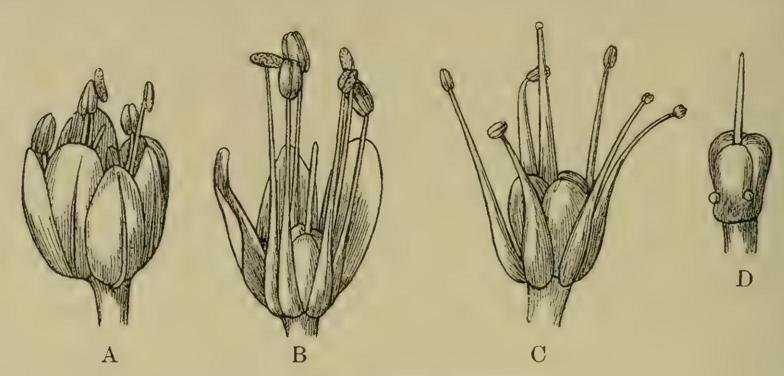


Fig. 217. *Allium victorialis.*
A Blüte im ersten, männlichen Zustand von der Seite gesehen. B etwas ältere Blüte nach Enfernung von 3 Perigonblättern; die Antheren der 3 inneren Staubblätter sind aufgesprungen. C Geschlechtsorgane im zweiten, weiblichen Zustand der Blüte; alle Antheren sind entleert und verschrumpft, der Griffel ist über sie hinausgewachsen, seine Narbe empfängnisfähig. D Pistill der Blüte B, die zwischen den Fruchtblättern hervortretenden Nektartropfen zeigend. 14 : 3. (Nach H. Müller.)

fast homogamen Blüten, bei denen die Narben wenigstens während des Stäubens der äußeren Staubblätter zur vollständigen Entwicklung gelangten. Dagegen dürfte die (in der 2. Auflage des „Pflanzenlebens“ nicht mehr enthaltene) Angabe Kerners (**95**, S. 325) von der Protogynie und Geitonogamie der Blüten auf

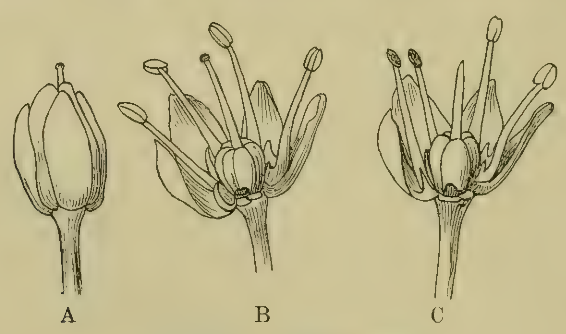


Fig. 218. *Allium strictum.*
Die 3 aufeinanderfolgenden Zustände der protogynischen Blüte; bei B und C 2 Perigonblätter und 2 Staubblätter weggenommen. A noch zusammenschließendes Perigon mit herausragendem Griffel und empfängnisfähiger Narbe. B geöffnete Blüte mit noch geschlossenen Antheren. C Ältere Blüte mit zum Teil aufgesprungenen Antheren und verwelkter Narbe. 4 : 1. (Orig. K.)

einem Irrtum beruhen. Die Besucher der Blumen sind zahlreiche *Dipteren*, *Lepidopteren*, Hummeln und einige andere *Hymenopteren*, auch vereinzelte Käfer. (**174**, **145**, **169**.)

Die Blüten von *A. strictum* entwickeln sich im Juni und Juli und bilden einen reichblütigen, fast kugeligen Blütenstand von etwa 30—35 mm Durchmesser; sie stehen auf ca. 10 mm langen Stielen, die (nach 62, S. 99) gamotropische Krümmungen nach dem *Primula*-Typus ausführen, in der Mitte des Blütenstandes aufrecht oder schräg nach oben, am Rande wagerecht oder etwas nach abwärts geneigt. Sie sind rosenrot (bei der var. *Christii* hellrot), schließen sich bis zum Verblühen nicht mehr und zeigen abweichend von fast allen andern darauf hin untersuchten *Allium*-Arten eine stark ausgeprägte Protogynie, da die Griffelspitze mit entwickelter Narbe schon aus der erwachsenen Knospe hervorragt, die Antheren aber selbst nach dem Auseinanderbreiten des Perigons noch einige Zeit geschlossen bleiben, und bei Beginn ihres Aufspringens die Narbe bereits verwelkt (Fig. 218). Die 5 mm langen, kaum 2 mm breiten Perigonblätter sind purpurn oder rosenrot (bei der var. *Christii* am Rücken gekielt), und breiten sich trichterförmig so weit aus, daß der obere Blütendurchmesser 7—8 mm beträgt. Staubblätter und Pistill überragen die Perigonblätter um 2—2$^1/_2$ mm. Die am Grunde unter sich und mit den Perigonblättern verwachsenen rosenroten Staubfäden tragen Antheren, die vor dem Aufspringen dunkelviolett (bei var. *Christii* braun), nachher schwärzlich gefärbt sind und weißlichen Pollen entlassen. Der dunkelgrüne 2$^1/_2$ mm hohe Fruchtknoten enthält in seinen Scheidewänden 3 nektarabsondernde Kanäle, die am Grunde mit je einer lochartigen Öffnung nach außen münden; der Griffel ist rosenrot, die Narbe weiß. (Hohenheim, bot. Garten, 25. Juni 1901.) Beim Verblühen schließt sich das Perigon (nach 65, S. 262.) — (K.)

Die Frucht von *A. victorialis* ist eine breit verkehrt-eiförmige Kapsel, die sich zuletzt weit öffnet; die von *A. strictum* ist verkehrt-herzförmig und wird etwa so lang wie die Perigonblätter. — (G.)

35. Allium angulosum L. Kantiger Lauch. 36. A. montanum Schmidt. Berg-L.

Diese beiden Arten sind so nahe miteinander verwandt, daß sie oft zu einer vereinigt werden; sie zeichnen sich dadurch aus, daß die Zwiebelhäute bis zu ihrem Zerfall ganz bleiben oder schließlich nur sehr wenig zerreißen. Die Blüten sind klein, die Perigonblätter nur 5—6 mm lang, während eine verwandte Art, das in den Lombardischen Alpen nahe an die Grenze unseres Gebietes heranreichende *A. insubricum* Boiss. und Reut., große, rosarote Blüten mit bis über 1 cm langen Perigonblättern besitzt.

A. angulosum (Fig. 219), welches auch oft *A. acutangulum* Schrad. genannt wird, wächst auf Wiesen oft in so großer Zahl, daß die Standorte zur Blütezeit weithin sichtbar werden, doch findet es sich auch an Dämmen, Gebüschrändern u. ä.; am liebsten siedelt es sich im Alluvialgebiet großer Flüsse an. Somit ist es ein typischer Niederungsbewohner und erträgt wenigstens zeitweise einen hohen Grad von Feuchtigkeit, selbst längere Überschwemmungen schaden ihm nichts. Seine Unterart *A. ammophilum* Heuff., die aber in unserm Gebiet nicht vorkommt, sondern im Banat und in Siebenbürgen wächst, bewohnt trockene sandige Hügel und nähert sich damit dem *A. montanum*, welches ein typischer Xerophyt und eine Charakterpflanze der sonnigen „pontischen“ Hügel ist, aber auch an Felsen und in trockenen Wäldern wächst. Bezüglich des Bodens ist diese Art nicht wählerisch, sie lebt sowohl auf Kalkboden, im norddeutschen Flachlande oft auf Diluvialmergel, als auch auf Sand. *A. angulosum* ist durch einen großen Teil des Gebietes verbreitet und erreicht in ihm seine Nordwest- und Nordgrenze, da es bereits in der Rheinprovinz und Westfalen ganz, auch im nordwestdeutschen Flachlande fast ganz fehlt; nur bei Gifhorn und vereinzelt an der unteren Elbe ist es beobachtet worden, und für Schleswig-Holstein ist sein Vorkommen noch einigermaßen zweifelhaft. Auch im südlichen Teile des Gebietes zeigt die Verbreitung der

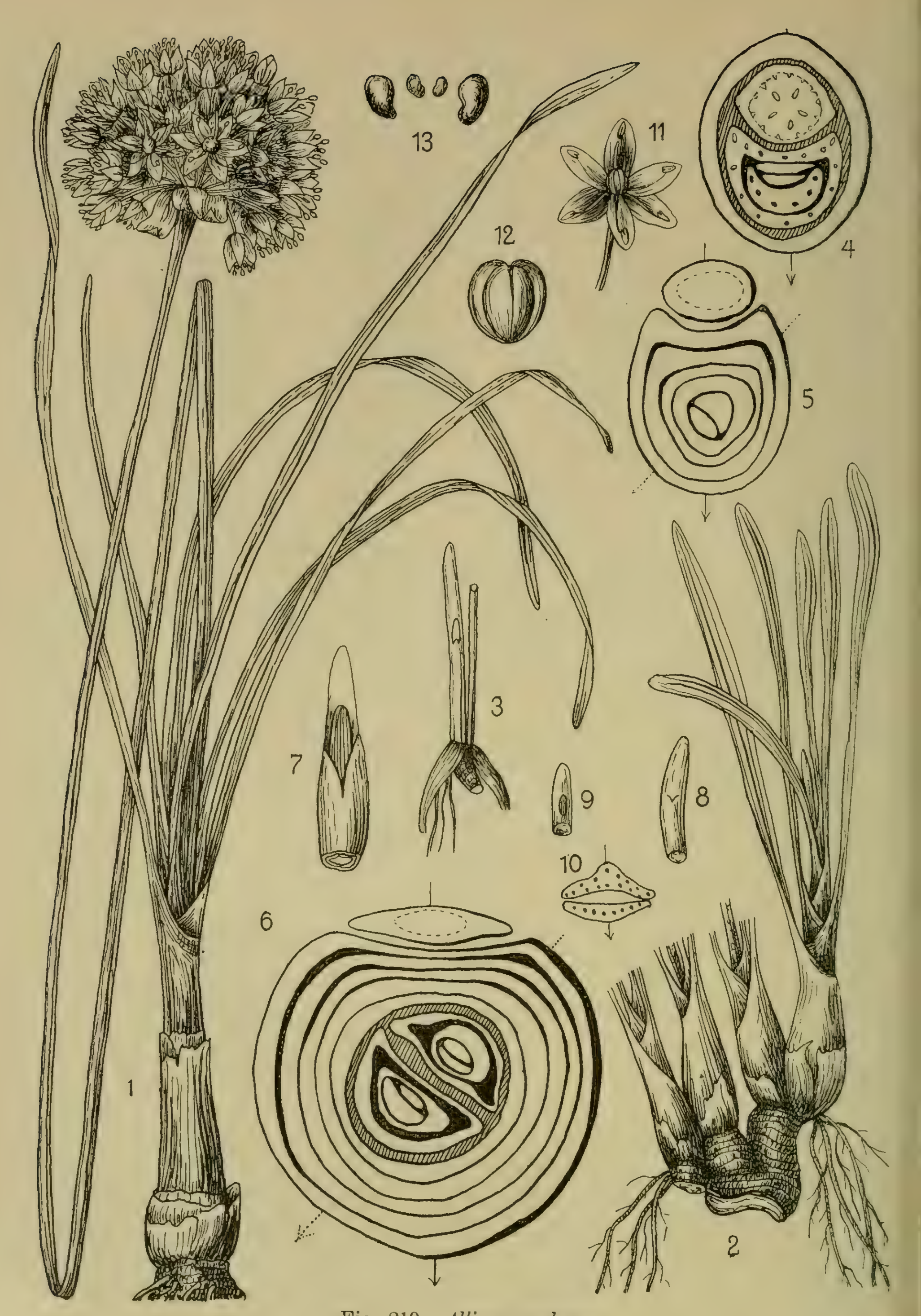


Fig. 219. *Allium angulosum.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Grundachsen einer kultivierten Mastform, 1 : 1. 3 Basis einer jungen Pflanze mit frei präpariertem Verjüngungssproß, 1 : 1. 4 Querschnitt eines blühbaren Triebes (von 2) im Juli, oben der zusammengedrückte Blütenstengel; der Pfeil zeigt die Richtung der Mediane; 4 : 1. 5 Querschnitt durch einen zweiten blühbaren Trieb von 2 im August; die beiden Pfeile zeigen die Drehung der Achse; 5 : 1. 6 Querschnitt durch einen Verjüngungsproß mit 2 Knospen; Pfeile wie vorher; 5 : 1. 7 Frei präparierter Verjüngungssproß; aus der Scheide des ersten, mit kurzer Spreite versehenen Laubblattes ragt die Spitze des zweiten Laubblattes; 1 : 1. 8 Zweites Laubblatt desselben Sprosses mit der Scheidenmündung, 1 : 1. 9 Drittes Laubblatt desselben Sprosses; 1 : 1. 10 Querschnitt zweier aufeinander folgenden Laubblätter, 7 : 1. 11 Geöffnete Blüte, 3 : 1. 12 Frucht, 2 : 1. 13 Samen, zwei davon vergr. (1, 11—13 nach Reichenbach, das übrige nach Loew.)

Pflanze Lücken, so ist sie z. B. in Salzburg, Krain und dem östlichen Gebiet der Adria nicht festgestellt. Im übrigen findet sich *A. angulosum* noch in Nord- und Ostfrankreich, Oberitalien, Ungarn, Serbien, Bulgarien, Mittel- und Südrußland, außerhalb Europas wächst es im Kaukasus und bewohnt ein größeres Areal in Sibirien. *A. montanum* (Fig. 220) kommt im Gebiete in 2 Rassen vor, von denen *petraeum* (Lam. u. DC.), das in den Floren meistens als *A. fallax* Roem. u. Schult. aufgeführt wird, am verbreitetsten ist; wie *A. angulosum* bewohnt es den größten Teil des Gebietes und erreicht hier seine Norwestgrenze, fehlt in der Rheinprovinz und Westfalen, außerdem auch im ganzen nordwestdeutschen Flachlande. Es wächst noch in Südschleswig, fehlt aber in Ostpreußen ganz; außerhalb des Gebietes ist es bekannt aus dem südlichen Skandinavien, Zentral- und Südfrankreich, den Pyrenäen und Nordostspanien, von den Apenninen in Italien, Ungarn, Süd- und Mittelrußland und überschreitet in Sibirien die Grenze Europas. Die zweite, bei uns besonders in den Alpen verbreitete Rasse *glaucum*

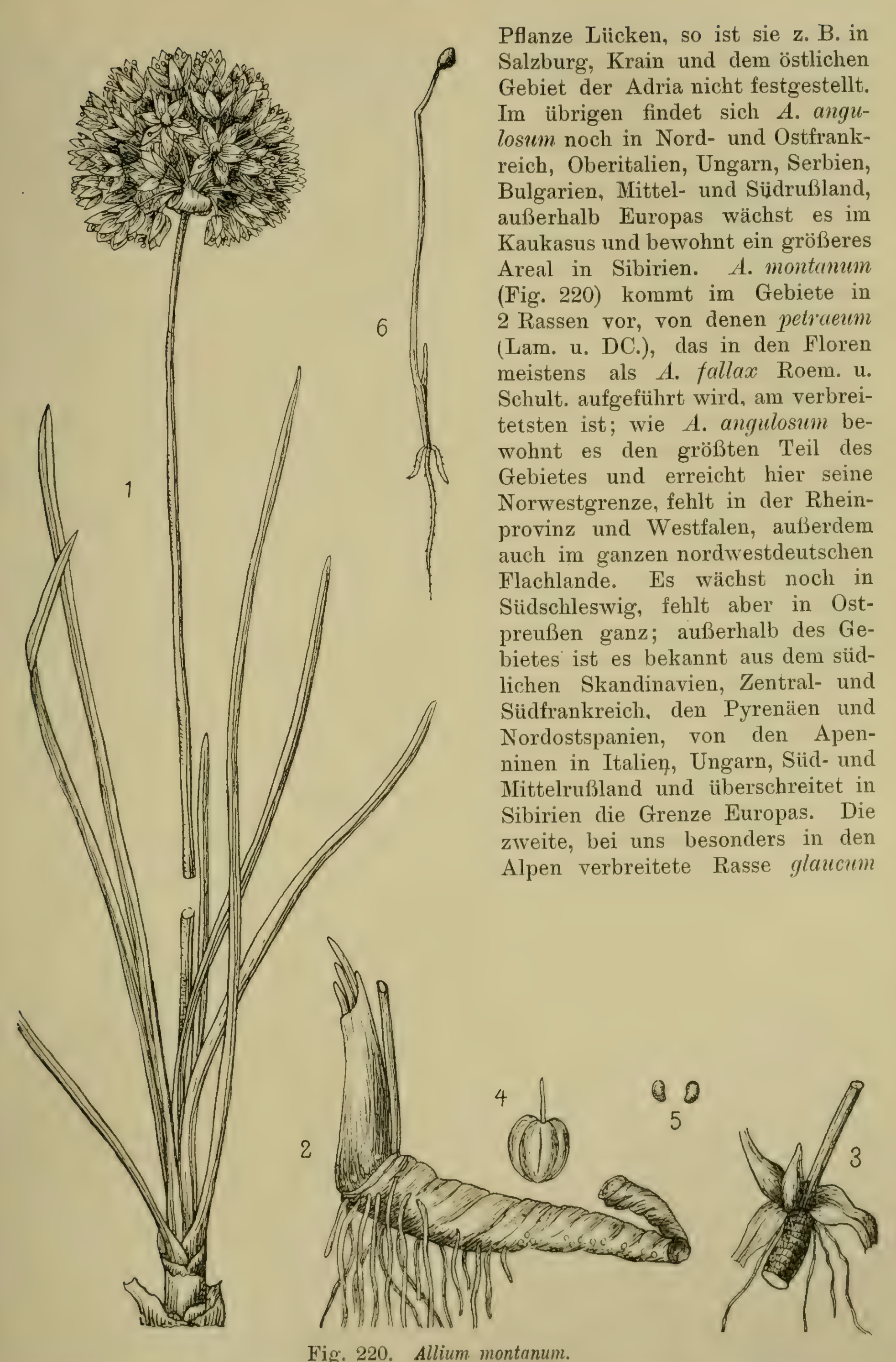


Fig. 220. *Allium montanum.*

1 Habitusbild 1 : 1. 2 Ältere Grundachse, 1 : 1. 3 Frei präparierter Verjüngungssproß an einer schwächeren Grundachse, 1 : 1. 4 Frucht, 2 : 1. 5 Samen, 1 : 1. 6 Keimpflanze, 1 : 1. (1, 4, 5 nach Reichenbach, 2, 6 nach Irmisch, 3 nach Loew.)

(Schrad.) besitzt ein mehr östliches Verbreitungsgebiet durch das ganze östliche Europa und Sibirien bis zur Mandschurei; ihr Vorkommen bei uns stellt ihre letzten Ausstrahlungen nach Westen dar. In den Gebirgen verhalten sich die beiden Arten sehr verschieden: *A. angulosum* steigt als typische Niederungspflanze meist nicht sehr hoch, im Wallis zwar bis über 1600 m, in Tirol aber z. B. noch nicht ganz bis 1000 m; *A. montanum* ist dagegen aus dem Wallis von fast 2300 m, aus Tirol von 2100 m bekannt.

Der morphologische Aufbau der Grundachse wurde von Irmisch (87, S. 17) bei beiden Arten in allem Wesentlichen überstimmend gefunden, was Loew (110, S. 58) bestätigen konnte. Die Hauptknospe steht bei *A. montanum* in der Achsel des obersten Laubblattes. Das erste Blatt ist wohl in der Regel ein scheidenförmiges Niederblatt, doch kann der neue Sproß auch sofort mit einem Laubblatt beginnen. Dieses Laubblatt entwickelt sich schon sehr frühzeitig und trägt zur Blütezeit schon eine bis über 10 cm lange Spreite. Zwischen Scheiden- und Laubblatt finden sich mancherlei Zwischenformen, meist trägt das Scheidenblatt eine kurze Spitze, doch auch oft eine deutliche Spreite; in seiner Scheide stecken die kleinen nächstjährigen Laubblätter. Nach der Blütezeit, die bei beiden Arten ziemlich spät fällt, bleibt die Fortsetzungsknospe meist in dem beschriebenen Zustand und vergrößert sich nur wenig; ihr Mutterblatt, dessen Scheide noch die ganze Knospe umgibt, bleibt meist ziemlich lange frisch erhalten und seine Spreite stirbt erst spät ab. War das erste Blatt des jungen Sprosses ein Laubblatt, so verhält es sich im Herbst ebenso wie dieses Mutterblatt. Bis zum nächsten Frühjahr ruht das Ganze, mit dem Wiederbeginn der Wärme streckt sich die Knospe, und wenn das erste Blatt scheidenartig mit kurzer Spreitenspitze ausgebildet war, so streckt sich diese Spreite auch noch etwas; häufig aber zerfällt und verwest es bereits im ersten Frühjahr. Am Grunde der Knospe brechen jetzt die Wurzeln hervor, die Laubblätter treten aus der Scheide an die Bodenoberfläche und entwickeln sich langsam nacheinander. Da ihre Scheiden dünn sind, so ist auch nach Entwicklung aller Blätter die Basis der Pflanze kaum verdickt und eine Zwiebelbildung kaum angedeutet.

Bis zum Beginn der Blütezeit entwickeln sich meist 5—8 Laubblätter, die indessen nicht alle erhalten bleiben, sodaß zu Anfang des Blühens die untersten bereits abgestorben und nur noch ihre Scheidenteile, wenn auch trocken, vorhanden sind; oft finden sich später sogar nur 1 bis 2 frische Blätter vor. Die Scheidenteile der Laubblätter, namentlich der inneren, bleiben bis zum nächsten Frühjahr als Schutzmantel für die junge Generation erhalten.

Aus der verzweigten Grundachse wachsen bis zur Blütezeit stets neue Wurzeln hervor, sogar aus der Unterseite des vorjährigen noch lebenden Teiles; sie durchbrechen immer den Grund der Blattscheiden. In den Achseln der unteren Blätter fand Irmisch verhältnismäßig nur selten Knospen und nie Beiknospen. Die älteren Teile der Grundachse (Fig. 219, 2; Fig. 220, 3), die mehrere Jahre am Leben bleiben, sind in sehr charakteristischer Weise mit den ringförmigen Narben der früheren verschwundenen Blätter bedeckt, hie und da ist auch noch der Stumpf eines vorjährigen oder selbst eines noch älteren Blütenstengels sichtbar. Wirklich produktionsfähig scheint ein Grundachsenteil jedoch nur 2 Jahre lang zu bleiben, und der größte Teil der oft bis 5 cm langen Grundachse ist ganz abgestorben. Sie stellt, da die Blütenstengel endständig sind, ein typisches Sympodium dar, wogegen schwache nicht blühende Achsen oder schwache Seitensprossen einen normalen monopodialen Aufbau zeigen.

Als auffallenden Unterschied gegen die vorigen *Allium*-Arten heben Irmisch und Loew das gänzliche Fehlen eines echten Speicher- bezw. Nährblattes hervor. Die Laubblätter entwickeln sich ohne eigentliche Ruheperiode in ununterbrochener Folge und besitzen an ihrem Grunde nur die dünnhäutigen Scheiden; es fehlt

also die für echte Zwiebelgewächse bezeichnende Anpassung an eine Periode der Sommerdürre. Trotzdem wenigstens *A. montanum* eine xerophile Art der Mauern und sonnigen Hügel ist, schließt auch dieses sich an die echten Rhizompflanzen an, deren Vegetationszeit normaler Weise nur durch die Winterkälte unterbrochen wird. Gleichfalls im Gegensetz zu den früher besprochenen Laucharten fehlt eine aus Niederblattschuppen gebildete Winterschutzdecke ganz; die Sprosse sind ausschließlich mit Laubblättern besetzt, oder nur das erste Blatt eines Seiten- bezw. Verjüngungssprosses ist ein scheidenförmiges Niederblatt.

Die Weiterentwicklung der Sprosse verläuft nach den Untersuchungen, die Loew (110, S. 60 ff.) an Material von wild gewachsenen Pflanzen anstellte, folgendermaßen. An blühenden Pflanzen von *A. angulosum* fand sich der Verjüngungssproß bereits auf 4,5 cm verlängert und zeigte schon 3 aus ihren Scheiden sich hervorschiebende Laubblätter. Im wesentlichen gleich verhält sich die durch gelbe Blüten ausgezeichnete Unterart *A. ammophilum* Heuff. (*A. flavescens* Nym.). In Ungarn im Deliblater Sande gesammelte Exemplare hatten einen Verjüngungssproß mit 4 Blättern, der aber nur 2 cm lang war. Loew nimmt wohl mit Recht an, daß der Sproß vor der Blütezeit bis etwa zu dieser Länge herangewachsen war, dann aber durch die in diesem Steppengebiet eintretende Sommerdürre zum Einstellen des Wachstumes gezwungen wurde. Ganz ähnliche Verhältnisse dürften sich bei *A. angulosum* an besonders trockenen Stellen, wie eintrocknenden Wiesen, auch ergeben. Ganz entschiedene Wachstumsstockung fand sich bei der Rasse *petraeum* (Lam. u. DC.) von *A. montanum*, die als Charakterpflanze sonniger trockener Hügel sehr oft, wenn nicht regelmäßig, sommerlichem Wassermangel ausgesetzt sein muß. Bei ihr begann der Sproß mit einem Niederblatt und hatte zur Blütezeit nur eine Länge von 4 mm erreicht. Loew schließt daraus, daß bei der ganzen *Angulosum*-Gruppe der Verjüngungssproß wahrscheinlich unter dem Einfluß von Boden und Klima einer weitgehenden Veränderlichkeit inbezug auf den früheren oder späteren Eintritt seiner Assimilationstätigkeit unterliegt, einer Veränderlichkeit, die sogar bis zu einer völligen Ruheperiode während des Sommers führen kann. Daß dem in der Tat so ist, beweist das von den wilden Pflanzen in mancher Hinsicht sehr abweichende Verhalten von kultivierten Exemplaren.

Fig. 219, 2 stellt eine kräftige verzweigte Grundachse einer im botanischen Garten kultivierten Pflanze von *A. angulosum* dar. Die von mir darauf hin verglichenen Exemplare desselben Gartens zeigten, jedenfalls infolge der regelmäßigen Nahrungs- und Wasserzufuhr (durch Sprengen) und des konkurrenzfreien gelockerten Bodens, die gleiche kräftige Entwicklung. Die Grundachse ist 1 bis zu 3 cm dick, die Verzweigungen produzieren am Ende meist je 2 Sprosse, und zwar einen, der eine Blütenanlage in sich einschließt und einen ohne solche. Die alten Blattscheiden, die den Grund des Sprosses umgeben, sind dünn und haben keine mechanischen Fasern. Die Wurzeln erscheinen zu Büscheln zusammengedrängt seitlich am Grunde der diesjährigen Sprosse und sind meist mehr oder weniger verzweigt. Bis zu 10 Blätter kommen zur Entfaltung und umgeben den Blütenstiel bis zu einer Höhe von 3—4 cm mit ihren weißen Scheiden. Die Blattspreiten erreichen bei diesen kultivierten Pflanzen eine Länge bis zu 20 cm und eine Breite bis zu 5 mm; sie werden von 8—11 Längsnerven durchzogen, der Mittelnerv tritt unterseits nur undeutlich kielartig hervor. Als auffällig bemerkt Loew die starke rechtsläufige Drehung im oberen Teil der Blattspreite, die schon A. Braun für Gartenexemplare von *A. senescens* erwähnt hat: Fig. 219, 6 zeigt deutlich diese Rechtsdrehung, die ursprügliche Richtung dieser Blattmediane ist an den unteren Laubblättern durch die ausgezogene Pfeillinie angedeutet, die Mediane der höheren, später folgenden Blätter durch eine punktierte Linie. Bei gleicher Orientierung der Schnitte zeigt ein Vergleich mit

A. strictum, daß bei dieser Art eine Drehung der Mediane von rechts nach links, bei *A. angulosum* eine solche von links nach rechts eingetreten ist.

Bezüglich der Veränderlichkeit der Pflanzen an trockenen und an günstigen Stellen, wie bei Mastkultur des Gartens, bemerkte Loew noch folgende Eigentümlichkeiten der kräftigen Pflanzen. Der Verjüngungssproß entwickelt eine größere Zahl von Laubblättern, bis zum Herbst mitunter bis zu 10; die Assimilationstätigkeit setzt sich ohne Unterbrechung während des ganzen Sommers fort, eine Ruheperiode tritt auch nach dem Absterben des Blüten und Frucht tragenden Stengels nicht ein; der Verjüngungssproß übernimmt die Rolle des vorausgehenden Sprosses, sodaß man nicht selten abgestorbene Fruchtstengel antrifft, die neben ihrem Grunde einen lang ausgewachsenen Verjüngungsproß aufweisen. Besonders bezeichnend ist die Neigung der Pflanze zu abnormer Sproßverzweigung: an den neuen vegetativen Trieben bilden sich unterhalb der normalen Endknospe überzählige Knospen aus, wie Fig. 219, 6 zeigt. Hier besaß der Verjüngungssproß 5 erwachsene Laubblätter, die Blätter der Endknospe hatten zur Herbstzeit die Längen von 14 cm, 5,5 cm, 2,3 cm, 5 mm (von unten nach oben). Die beiden den Sproß nach oben abschließenden Triebe wendeten, wie der Querschnitt zeigt, ihre flachen Seiten einander zu, die Scheidenöffnungen der beiden Anfangsblätter lagen wie gewöhnlich auf entgegengesetzten Seiten: beim Endsproß an der flachen, beim Achselsproß an der konvexen Seite. Die Blattspirale des letzteren war mit der des Hauptsprosses gleichläufig. Nicht selten kamen auch Fälle vor, in denen nicht bloß eine, sondern sogar zwei überzählige Knospen nebeneinander zur Ausbildung gelangten und somit am Sproßende 3 junge Triebe im Auswachsen begriffen waren — ein Vorkommen, das an die Beiknospenbildung anderer *Allium*-Arten erinnert. Durch die überreiche Knospenerzeugung an den Grundachsenenden wird der dichtrasige Wuchs der Pflanzen in auffallendem Grade gesteigert und das Bild der „Mastform" zustande gebracht.

Während bei *A. victorialis* und *A. strictum* der junge Sproß bereits im Sommer zur Anlage der Spatha und des Blütenstandes schreitet, war (nach Loew, a. a. O.) bei *A. angulosum* bis zum Spätherbst davon nichts zu bemerken. Offenbar hängt das mit einer verschiedenen Lebensdauer des Verjüngungssprosses in beiden Fällen zusammen. Bei *A. victorialis* und *A. strictum* wurde der Verjüngungssproß, der die Blütenanlagen für das nächste Jahr trägt, bereits in der vorhergehenden Vegetationsperiode als Achselsproß angelegt, sodaß seine Lebensdauer sich auf 3 Vegetationsperioden verteilt; bei *A. angulosum* dagegen assimiliert der Verjüngungssproß bereits im ersten Lebensjahr und vermag schon in der zweiten Vegetationsperiode die Blütenbildung zu vollziehen, seine Lebensdauer umfaßt also nur 2 Vegetationszeiten. Auch in diesem Unterschied, meint Loew, scheint ein ökologisch bemerkenswerter Charakterzug von *A. angulosum* zu liegen, der sich wahrscheinlich auch bei allen andern nächstverwandten Arten wiederfinden wird, die mit der genannten hinsichtlich des frühzeitigen Austreibens des Verjüngungsprosses übereinstimmen.

Der Stengel ist bei den beiden hier besprochenen Arten aufrecht und zuletzt ziemlich steif. Er ist unbehaart und meistens wenigstens oberwärts deutlich 2kantig bis 2schneidig und dann scharfkantig, bei der Rasse *petraeum* von *A. montanum* jedoch oft oberwärts ganz oder fast stielrund. Besonders stark schwankt die Ausbildung der Kanten bei der Rasse *glaucum* der genannten Art, wo der Stengel oft fast ganz stielrund, in anderen Fällen aber deutlich kantig oder sogar oberwärts 2schneidig ist. Auch die Höhe des Stengels ist wechselnd; bei *A. angulosum* ist er meist 30—40 cm hoch, bei *A. montanum glaucum* nicht selten noch etwas höher, bei *A. montanum petraeum* erreicht er oft nur eine Höhe von 10, höchstens aber von 30 cm.

Die Blätter umgeben den Blütenstengel nur an seinem Grunde. Bei *A. angulosum* sind sie schmal-linealisch, etwa so breit oder auch bis doppelt so breit wie der Stengel, nämlich 1—6 mm. Sie sind gerade oder etwas gekrümmt, bei sehr kräftigen Formen auch ein wenig spiralig gebogen, am Rande schwach rauh, was von feinen, nur mit der Lupe bemerkbaren, höckerartigen Zähnchen herrührt. In der Knospenlage liegen die Blätter flach aufeinandar, ohne daß wie bei den meisten anderen Arten die Ränder des unteren Blattes das nächstobere umfassen (Fig. 219, 10). Meist durchziehen 5 Nerven die Blätter und der mittlere von ihnen ragt hervor und stellt einen scharfen Kiel dar (var. *typicum* Regel); selten finden sich breitere Blätter, die von 7 oder noch mehr Nerven durchzogen werden (var. *latifolium* Regel), und dann ist der Kiel meist erheblich schwächer ausgebildet. Auf Ober- und Unterseite zeigt jedes Blatt einen starken Belag von grünem Assimilationsgewebe; das Blattinnere wird von farblosem Wassergewebe erfüllt, dessen Mächtigkeit je nach dem Standort sehr schwankt und besonders bei im Garten kultivierten Pflanzen beträchtlich ist. Auch bei *A. montanum* variiert die Breite der Blätter; sie sind bei der Rasse *petraeum* meistens 1,5—3 mm breit und entweder so breit oder noch schmäler als der Stengel, bei der Rasse *glaucum* dagegen stets breiter als dieser. Bei beiden Rassen, namentlich der letzteren, sind die Blätter oft gedreht und die Zahl ihrer Nerven wird größer als bei *A. angulosum*; der Mittelnerv ragt kaum stärker hervor als die übrigen Nerven, deshalb sehen die Blätter nicht oder kaum gekielt aus.

Der Blütenstand ist von einer häutigen Hülle umgeben, die sich später mit 2—3 kurz zugespitzten Klappen öffnet, welche meist nur die halbe Länge der Blütenstiele erreichen. Diese sind kantig und haben etwa die 3fache Länge der Blüten oder noch mehr. Die Ausbildung der Hochblätter am Grunde der Blütenstiele ist sehr verschieden; meist fehlen sie, doch sind sie auch, wie z. B. bei *A. montanum glaucum*, vorhanden. Der Blütenstand ist in der Regel ziemlich reichblütig, doch schwankt die Zahl der Blüten und damit auch die Form des Blütenstandes sehr stark; bei *A. angulosum* ist er oft verlängert, seltener halbkugelig oder kugelig, bei *A. montanum* dagegen viel häufiger halbkugelig. nur bei der Rasse *petraeum* öfter auch verlängert.

An den Blüten sind die Perigonblätter bei *A. angulosum* länglich-lanzettlich bis länglich-eiförmig, spitzlich oder stumpflich, bei *A. montanum* zumeist länglich-eiförmig und stumpf, seltener spitzlich; ihre Farbe ist bei beiden Arten lila-hellpurpurn, sehr selten sind bei *A. angulosum* weiß blühende Pflanzen (var. *albiflorum* Beck) beobachtet worden. Die Staubblätter sind am Grunde wenig verbreitert und dort untereinander und mit dem Perigon etwas verbunden. Ihre Länge ist bei *A. angulosum* etwa der der Perigonblätter gleich oder sie sind mitunter auch nur halb so lang; bei *A. montanum* sind sie stets länger, oft um die Hälfte länger als die Perigonblätter. Die Narbe ist wenig verdickt und ungeteilt. — (G.)

Im Juli und August kommen die hellroten Blüten von *A. angulosum* zur Entwicklung und bilden meist in der Zahl von 25 - 30 einen Blütenstand von ca. 4 cm Durchmesser. Sie stehen auf kantigen, 10—15 cm langen Stielen aufrecht oder schräg und sind mehr oder weniger ausgeprägt protandrisch. Ihre Perigonblätter sind 6 mm lang, 3 mm breit, länglich-eiförmig, und breiten sich während des Blühens auseinander, schließen sich aber nachts und bei schlechter Witterung. Die Staubblätter haben etwa die Länge der Perigonblätter, doch sind die inneren etwas länger als die äußeren; alle Filamente sind ungefähr gleichmäßig schmal und von violetter Farbe. Auch die Antheren sind violett, ihr Pollen von grünlichweißer Farbe. Die Antheren der inneren Staubblätter springen früher auf als die der äußeren. Beim Aufgehen der Blüte ist der violette Griffel, der auf

einem ebenso gefärbten, 2 mm hohen Fruchtknoten steht, noch kurz, dann verlängert er sich und entwickelt seine Narbe oft (so in der Umgebung von Halle a. S.) bereits während des Aufspringens der ersten oder doch der letzten Antheren, die er vielfach überragt; beim Schließen der Blüten kann alsdann wohl in den meisten Fällen spontane Selbstbestäubung eintreten. In andern Gegenden (bei Bozen beobachtet) ist die Protandrie viel stärker ausgeprägt, indem die Narbe in der Regel erst nach dem Verstäuben der Antheren der äußeren Staubblätter, seltener schon während desselben, empfängnisfähig wird; dann kann Autogamie nur selten stattfinden. Die Blüten, in denen die Nektarabsonderung erfolgt wie bei den verwandten Arten, werden von zahlreichen langrüsseligeren Fiegen, sowie von Bienen und Schmetterlingen besucht. (**169**; Loew, Manuskr.).

Bei *A. montanum* entwickeln sich die Blüten in der Zeit vom Juni bis zum August. Sie sind hell rosenrot gefärbt und haben einen angenehmen Duft. Ihre Stiele zeigen gamotropische Krümmungen nach dem *Primula*-Typus (**62**). Obgleich die Blüten anombrophob sind (**63**), ist ihr Pollen doch (nach **112**) gegen Nässe ziemlich empfindlich. Von den Septalnektarien, die (nach 164) denselben

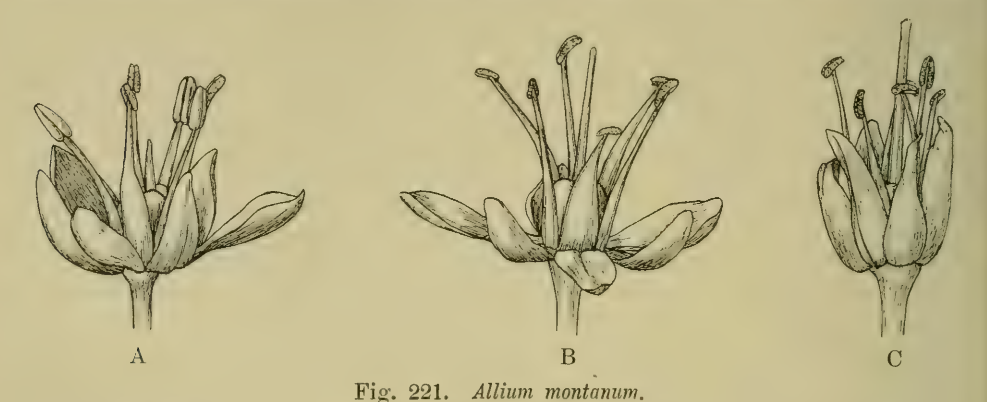


Fig. 221. *Allium montanum.*
A Blüte im ersten, B im zweiten, C im dritten Stadium; 4 : 1. (Orig. H. Astheimer.)

Bau zeigen, wie bei *A. sphaerocephalum*, wird reichlicher Nektar ausgeschieden. Die Protandrie der Blüten (Fig. 221) ist gewöhnlich weniger stark ausgeprägt, sodaß bei ihrem Schließen spontane Selbstbestäubung leichter möglich ist. Die länglich-eiförmigen, hellroten Perigonblätter sind 6 mm lang und richten sich schräg auf, sodaß der obere Blütendurchmesser ca. 10 mm beträgt. Die Staubblätter sind etwas länger als das Perigon, die Filamente der inneren am Grunde verbreitert; zuerst springen die Antheren der äußeren, dann die der inneren Staubblätter auf, aber bereits ehe die letzteren sich öffnen, ist der Griffel herangewachsen und entwickelt seine Narbe in der Höhe der Antheren. Nachher streckt sich der Griffel noch etwas über die Staubblätter hinaus. Als Besucher der Blumen wurden langrüsselige Fliegen, Bienen, Hummeln und Schmetterlinge beobachtet. (**169**, **132**, **102**, K.) — (K.)

37. Allium ochroleucum Waldst. u. Kit. Blaßgelber Lauch.
38. A. suaveolens Jacq. Duftender L.

Diese beiden Arten sind vor den verwandten schon dadurch ausgezeichnet, daß sie derbe Zwiebelhüllen besitzen, die zuletzt von der Spitze her sich ganz in getrennte, nicht netzförmig miteinander zusammenhängende Fasern auflösen.

Systematisch sind sie so nahe miteinander verbunden, daß sie zu der Gesamtart *A. suaveolens* (4, S. 127) zusammengefaßt werden, und auch dem Äußeren nach sind sie einander recht ähnlich; ihr auffälligstes Unterscheidungsmerkmal liegt in der Farbe der Perigonblätter, die bei *A. ochroleucum* gelblich bis weißlich, bei *A. suaveolens* fleischrot mit dunklerem Streifen sind. Aber in ökologischer Hinsicht erscheinen die beiden Arten wesentlich verschieden.

A. ochroleucum (Fig. 222) bewohnt Felsen, Felsritzen und Geröllboden und lebt in den östlichen Alpen von der montanen bis zur alpinen Region. Dort ist es in den Brescianischen Alpen, im südwestlichen Tirol (wo es bis zu 1200 m aufsteigt), in Venetien und Kärnten, im Küstenland, in Krain und Südsteiermark verbreitet. Außerhalb des Gebietes sind die Angaben für West-Frankreich, die Pyrenäen und Nord-Spanien recht zweifelhaft; sicher ist die Art in den Apenninen, den Gebirgen Kroatiens, Bosniens und der Hercegovina und noch in großen Teilen der Karpaten nachgewiesen. Murr[1]) rechnet sie zu den thermophilen Reliktenpflanzen der unteren und oberen Höhenzone der Voralpen.

A. suaveolens (Fig. 223) lebt, ganz abweichend von der vorigen Art, auf Wiesenmooren und Wiesen. Es bewohnt gleichfalls den südlichen Teil des Gebietes;

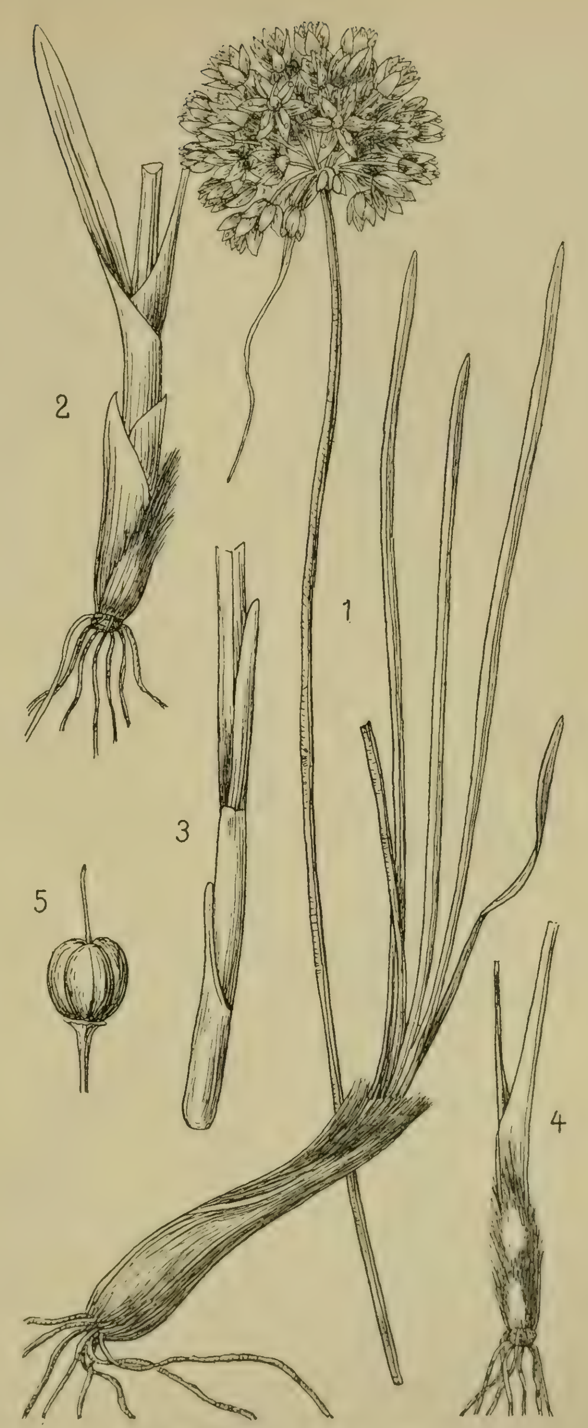


Fig. 222. *Allium ochroleucum.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Unterer Teil der Pflanze bis zum ersten diesjährigen Laubblatt, 1 : 1. 3 Verjüngungssproß der Pflanze 2, frei präpariert, mit den bereits entwickelten ersten Laubblättern, 1 : 1. 4 Unterer Teil einer andern Pflanze mit zerfaserten Blattbasen, 1 : 1. 5 Frucht, 1 : 1. (1, 5 nach Reichenbach, 2—4 nach Loew.)

---

[1]) J. Murr, Pflanzengeographische Studien aus Tirol. 7. Thermophile Relikte in der mittleren und oberen Höhenzone. Allg. Bot. Zeitschr. Bd. 12, 1906. S. 108—110.

seine Fundorte sind meist ziemlich weit voneinander entfernt, an ihnen findet es sich aber gewöhnlich sehr gesellig. In Deutschland wächst die Art in Ober-Elsaß, Ober-Baden, Ober-Schwaben und Ober-Bayern; in letzterem Gebietsteil steigt sie bei Partenkirchen bis zu 800 m auf. In der Schweiz ist *A. suaveolens* im Thurgau, in St. Gallen und im Vorarlberger Rheinthal beobachtet worden; in den Ostalpen tritt es erst wieder im Wiener Becken und daran anschließend in Krain, Küstenland und Venetien auf. Einmal wurde es sogar in Norddeutschland bei Lauenburg a. d. Elbe verwildert aufgefunden. Außerhalb des Gebietes zeigt es nur noch eine geringe Verbreitung; es ist aus den Pyrenäen bekannt und findet sich selten in der Kleinen ungarischen Ebene und bei Budapest.

Fig. 223. *Allium suaveolens.*
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Basis einer Pflanze mit ausgewachsenem Verjüngungssproß, 1 : 1. 3 Geöffnete Blüte, 3 : 1. 4 Frucht, 2 : 1. 5 Samen, rechts vergr. (1, 3—5 nach Reichenbach, 2 nach Loew.)

Die Zwiebel ist bei beiden Arten (110, S. 64) länglich bis fast zylindrisch und sitzt auf der schräg aufsteigenden Grundachse auf. Der Verjüngungssproß beginnt, wie bei den meisten Arten der *Angulosum*-Gruppe, mit assimilierenden Laubblättern, ohne daß diesen in der Regel ein Mantel von schützenden scheideartigen Niederblättern vorausgeht. Der Kälteschutz während des Winters wird durch die stehenbleibenden Reste der Laubblattscheiden gewährt; sie sind dünnhäutig und färben sich zuletzt braun bis rotbraun, am Rande lösen sie sich in mechanisch recht widerstandsfähige Fasern auf. Das Auswachsen des Verjüngungssprosses tritt, ganz ähnlich wie bei *A. angulosum*, in verschiedener Stärke ein, er ist je nach den Standortsbedingungen verlängert oder im Wachstum zurückgeblieben.

An einem kräftigen Exemplar von *A. ochroleucum* fand Loew (a. a. O.) 7 diesjährige Laubblätter, die alten, zum Teil braunpurpurnen Blattscheiden waren etwa 6 cm lang. Der Verjüngungssproß in der Achsel des obersten

Laubblattes hatte sich bis zur Blütezeit des Muttersprosses auf 10 cm gestreckt und zeigte 3 auseinander hervorwachsende Laubblätter (Fig. 222, 3). Bei einem andern Exemplar war die Blattbildung spärlicher, es schien zur Blütezeit des Sprosses nur noch ein einziges, das oberste Laubblatt lebensfähig gewesen zu sein; der Verjüngungssproß in der Achsel dieses Blattes besaß nur eine Länge von 1 cm und mehrere Blattanlagen; die zum Teil schön purpurn gefärbten alten Blattscheiden umgaben den diesjährigen Sproß bis auf eine Länge von 6 cm. Bei *A. suaveolens* waren zur Blütezeit die Laubblätter des blühbaren Sprosses bis auf ein einziges abgestorben, und auch dessen Spreite schien schon oben im Vertrocknen begriffen; der Verjüngungssproß dagegen war bis zu einem 20 cm langen Blattrieb ausgewachsen und überragte die Scheide des Muttersprosses mit 2 schon völlig entwickelten Blattspreiten weit.

Die wechselnde Zeit der Entwicklung an verschiedenartigen Standorten hebt auch Krasan[1]) hervor. Er fand *A. ochroleucum* auf einem Vorberge der Karawankenkette bei Kleinburg in einer Höhe von 1700—1800 m in humusreichem Boden auf Kalkunterlage mit *Leontopodium* und andern charakteristischen Alpenpflanzen. Die Art kam dort Anfang August, etwa 4—6 Wochen früher zur Blüte als bei Görz, wo es sich teils im Hügellande des Wippachtales auf kalkfreiem Sandsteinboden, teils auf humusfreien Kalkfelsen des Isonzotales vorfindet. Krasan sieht den Grund der großen Differenz der Blütenentwicklung in den günstigen Erwärmungsverhältnissen des alpinen Standortes. Ascherson hebt dagegen die allgemeine Erfahrung hervor, daß Pflanzen mit herbstlicher Blütezeit in höheren Gebirgslagen sich früher entwickeln als in der Ebene. Der Grund dürfte wohl in der sehr viel stärkeren Insolation während des Sommers liegen.

Der Stengel ist bei *A. ochroleucum* meist nur 15—35 cm hoch, während er bei *A. suaveolens* mitunter eine Höhe bis zu 50 cm erreicht; bei beiden Arten ist er stielrund, bei der letzteren meist deutlich gestreift; nur am Grunde oder mitunter bis fast zur Mitte ist er von den Scheiden der Blätter umhüllt. Bei *A. ochroleucum* überragt der Stengel die Blätter nicht oder nur wenig, bei *A. suaveolens* ist er stets viel länger als diese, eine Erscheinung, die wohl auch mit den verschiedenartigen Standorten beider Arten zusammenhängt; die letztgenannte Art ist durch die Konkurrenz der übrigen Wiesenpflanzen im dichten Bestande gezwungen, ihre Blüten weiter herauszuheben.

Die Blätter sind linealisch und flach, bei *A. ochroleucum* meist 2—5 mm, bei *A. suaveolens* aber nur 1,5—3 mm breit; dem entsprechend sind die der ersteren Art auf der Unterseite durch 2 oder 3 mehr hervorragende Nerven gekielt, während bei der zweiten Art nur der Mittelnerv kielartig vorspringt. An der Spitze sind die Blätter stumpflich, am Rande mitunter rauh.

Der Blütenstand ist am Grunde von einer zweiklappigen Hülle umgeben, deren Klappen eiförmig und zugespitzt und etwa so lang wie die Blütenstiele oder noch etwas länger sind. Wegen der großen Zahl der Blüten erhält der Blütenstand eine kugelige, seltener eine halbkugelige Gestalt. Die Blütenstiele sind bei *A. ochroleucum* so lang bis doppelt so lang, bei *A. suaveolens* nur $^1/_3$ bis höchstens ebenso lang als die Perigonblätter. Am Grunde der Blütenstiele sitzen bei beiden Arten Hochblätter.

Die Perigonblätter sind eiförmig bis elliptisch und stumpf oder stumpflich; die Staubblätter sind am Grunde nicht miteinander verbunden, bei *A. ochroleucum* etwa doppelt so lang, bei *A. suaveolens* etwa anderthalb mal so lang als die Perigonblätter; die Griffel sind fadenförmig und ragen zuletzt über die Staubbeutel hervor. — (G.)

---

[1]) F. Krasan, Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der Pflanzen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 67. 1873.

Das Aufblühen erfolgt bei *A. ochroleucum* im Juli und August. Die hellgelben oder weißlichen Blüten stehen auf etwa 10 mm langen Stielen in aufrechter oder geneigter Stellung und sind protandrisch (Fig. 224). Das Perigon öffnet sich glockenförmig, seine Blätter sind eiförmig, stumpflich, die äußeren 4, die inneren 5 mm lang. Die weißen, 8—10 mm langen Staubfäden spreizen sich etwas auseinander und tragen goldgelbe Antheren. Der Griffel, welcher schließlich noch etwas länger wird als die Staubblätter, entwickelt zwar seine Narbe schon bevor er seine Streckung vollendet hat, die Narbe ist aber von den Antheren so weit entfernt, daß spontane Selbstbestäubung nur ausnahmsweise eintreten kann, wenn abbröckelnder Pollen zufällig auf die Narbe fällt. Der reichlich abgesonderte Nektar tritt aus 3 großen Höhlungen am Grunde des Fruchtknotens hervor. Die Pflanze ist gynodiöcisch: ein Stock (im Hohenheimer bot. Garten) entwickelte einen Blütenstand mit lauter weiblichen Blüten, in denen die Perigonblätter dem Fruchtknoten anlagen, die Staubblätter nur ungefähr die halbe Länge des Fruchtknotens erreichten und sehr kleine und verkümmerte Antheren trugen; der Griffel trat aus der Spitze des Perigons heraus. Die Blüten werden von Honigbienen, Hummeln und Fliegen besucht, die vorwiegend Fremdbestäubung, aber in älteren Blüten auch Selbstbestäubung vollziehen. (K. nach Exemplaren des Hohenheimer bot. Gartens, Juni und Juli 1894.)

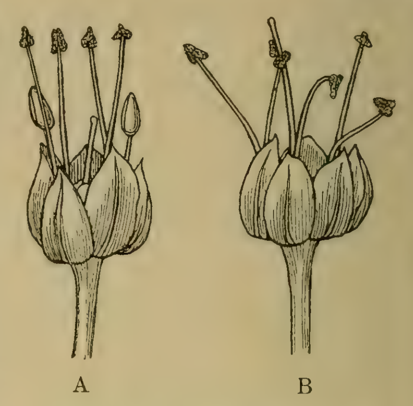


Fig. 224. *Allium ochroleucum.*
A Blüte im ersten, B im zweiten Stadium, 3 : 1. (Orig. H. Astheimer.)



Fig. 225. *Allium suaveolens.*
A Junge, vor kurzem aufgegangne Blüte mit noch geschloßnen Antheren; 2 Perigonblätter entfernt. B Etwas ältere Blüte, in der die Antheren der drei inneren Staubblätter aufgeplatzt sind; 3 Perigonblätter entfernt. C Alte Blüte mit herangewachsenem Griffel; 3 Perigonblätter entfernt. D Pistill mit einer der 3 nektarführenden Höhlungen am Grunde des Fruchtknotens. 4 : 1. (Orig. H. Astheimer.)

Für *A. suaveolens* fällt die Blütezeit in den Juli bis September. Die Blüten (Fig. 225) stehen auf kurzen Stielen in dem fast kugeligen Blütenstand nach ver-

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Von

DR. O. VON KIRCHNER
Professor der Botanik an der landw. Hochschule
Hohenheim.

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der eidgen. technischen Hochschule
Zürich.

Lieferung 17.

Band I, 3, Abteilung, Bogen 27—32: Liliaceae.

Mit 314 Einzelabbildungen in 50 Figuren.

STUTTGART 1913.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Subskriptionspreis Mk. 3.60. Einzelpreis Mk. 5.—.

schiedenen Richtungen, haben einen angenehmen honigartigen Duft und sondern ebenfalls in 3 großen Höhlungen an der Fruchtknotenbasis Nektar aus. Die elliptischen stumpfen Perigonblätter sind 5—$5^1/_2$ mm lang, weiß, an der Außenseite hellrot überlaufen, und neigen während der Anthese glockig zusammen. Einige Zeit nach dem Aufgehen der Blüte beginnen die Staubblätter, deren Länge 7—8 mm beträgt und die um etwa $2^1/_2$ mm aus dem Perigon gerade hervorstehen, ihre rotbraunen Antheren zu öffnen, die dabei schwarz werden und sich mit weißlichen Pollen bedecken; zuerst blühen die inneren, dann die äußeren Staubblätter ab. Alle Staubfäden sind dünn und untereinander gleich. Der anfangs weiße, auf einem 2 mm hohen Fruchtknoten stehende Griffel hat in der eben geöffneten Blüte eine Länge von 2 mm, wächst dann aber, indem er sich gleichzeitig rötlich färbt, bis auf 6 mm heran, sodaß seine jetzt entwickelte Narbe in die Höhe der Antheren zu stehen kommt. Da diese nun zwar verwelkt, aber noch nicht abgefallen sind, so kann wohl in schräg gerichteten Blüten bisweilen spontane Selbstbestäubung durch Pollenfall stattfinden. (K. nach Exemplaren des Hohenheimer bot. Gartens, Sept. 1896.) — (K.)

3. Sektion. *Schoenoprasum* H. B. K.

Die Arten der Sekt. *Schoenoprasum* sind in der Gruppe *Haplostemon* durch zylindrische weitröhrige Blätter ausgezeichnet, während bei den folgenden Sektionen die Laubblätter meist flach, nur selten auch stielrund und röhrig sind; im letzteren Falle kennzeichnen sich die Arten durch eine lang schwanzartig zugespitzte Hülle des Blütenstandes, die bei *Schoenoprasum* nicht zugespitzt ist, als nicht hierher gehörig. Der Stengel ist bei allen Arten der Sektion stielrund und meist am Grunde von den Scheiden der Laubblätter umhüllt; meist überragt er die Blätter beträchtlich. Von den der Sektion angehörigen Arten ist *A. moschatum* durch zuletzt fein netzförmig zerfasernde Zwiebelhäute ausgezeichnet; die Küchenzwiebeln *A. ascalonicum*, *A. fistulosum* und *A. cepa* sind mit Ausnahme des ersteren an dem aufgeblasenen Stengel kenntlich; *A. ascalonicum* ist von *A. schoenoprasum* durch die die Länge der Perigonblätter erreichenden Staubfäden verschieden.

39. Allium schoenoprasum L. Schnittlauch.

Der wilde Schnittlauch, der in wenig veränderter, oft nur viel kräftigerer Form auch in den Gärten angebaut wird, ist im allgemeinen ein Bewohner feuchter Standorte und findet sich im Gebiete in mehreren Rassen, die auch durch ihr Vorkommen verschieden sind. Die Rasse *riparium* (Opiz) wächst fast ausschließlich auf Flußwiesen und in den niedrigeren Gebirgen; auf den ebenen Alluvionen der Elbe z. B. überzieht sie oft weite Strecken und färbt sie zur Blütezeit weithin leuchtend rot. Die Rasse *sibiricum* (L.) lebt dagegen auf Alpenwiesen, an grasigen Abhängen des Hochgebirges, an quelligen Plätzen zwischen Geröll u. ä.; in den Alpen steigt sie oft sehr hoch, z. B. im Wallis bis 2500 m, wird aber nicht selten durch die Gebirgsflüsse auch bis in niedere Lagen hinabgeführt. Die horizontale Verbreitung der Art erstreckt sich über den ganzen Zug der Alpen von den Seealpen bis nach Nieder-Österreich, doch wird sie schließlich im Osten erheblich seltener. Nördlich der Alpen findet sie sich im Schweizer und Schwäbischen Jura; der Rhein hat sie abwärts getragen bis Basel, die Donau in Bayern bis Deggendorf und Passau. In den Sudeten ist *A. schoenoprasum* ziemlich verbreitet, sonst aber in den deutschen Mittelgebirgen sehr spärlich vertreten: im Harz und in der Rhön. Von Böhmen bis zum mittleren Norddeutschland ist der Schnittlauch im Flußgebiet der Moldau und Elbe sehr verbreitet und kommt abwärts bis oberhalb Hamburg vor, ja sogar

bis in die Gegend von Stade wurde er für kurze Zeit abwärts geführt. Isoliert davon erscheint das Vorkommen am mittleren Rhein und in seinen Nebentälern, im Nahetal, an der Mosel von Lothringen an abwärts, am Rhein von Bingen bis Bonn: von hier aus wird die Art vereinzelt bis in die Niederlande fortgeführt. Außerhalb des Gebietes sind vielleicht einige Fundorte in Belgien als urwüchsig anzusehen, die sich an das Vorkommen am Rhein sowie das in Frankreich anschließen. Im Norden wächst der Schnittlauch noch auf der Skandinavischen Halbinsel, im Süden in Italien; nach Osten hin besitzt er eine sehr weite Verbreitung: in der Nähe unseres Gebietes ist er in den meisten Teilen der Karpaten von der Tatra bis nach Siebenbürgen häufig, weiter in Rußland und auf der Balkanhalbinsel heimisch. Außerhalb Europas kommt er im Kaukasus und im Orient vor, von wo sich sein Wohngebiet durch Sibirien bis nach Ostasien und nach Nord-Amerika erstreckt.

Die Grundachse stellt bei dieser Art, die zu einer völligen Rhizompflanze geworden ist, einen reich verzweigten Körper (Fig. 226, 1 u. 2) dar und ist etwa der von *Anthericus* sehr ähnlich gebaut. Die diesjährigen blühenden Triebe hängen, wenn auch nur locker, mit den trocknen vorjährigen Achsenteilen zusammen. Das etwa 4 mm dicke Rhizom ist gelbbräunlich gefärbt und sieht durch die Verzweigungen mit den zahlreichen Blattnarben etwas korallenähnlich aus.

Zur Blütezeit sind an den lebenden Sproßenden, besonders den blütentragenden, die äußeren und unteren Blätter bereits vertrocknet oder verwest, und nur das oberste Blatt ist noch frisch (87, S. 16). In dessen Achsel steht in seine Scheide eingeschlossen die Hauptknospe für das nächste Jahr, die jetzt schon so weit herangewachsen ist, daß ihr unterstes Laubblatt eine aus der Scheide des Mutterblattes bereits weit hervorragende Spreite besitzt. Diese junge Zwiebel (Fig. 226, 4) wächst im Laufe des Sommers weiter, indem sie noch einige Laubblätter entwickelt; in der Achsel des untersten Laubblattes tritt meist sehr bald eine seitliche Zwiebel auf, die wieder ein Laubblatt hervorbringt, und nach und nach folgt dann auch in den Achseln der übrigen Laubblätter die Ausbildung von Achselsprossen, die wiederum alsbald mit der Bildung von Laubblättern beginnen. Mit dem Heranwachsen der Blätter an den jungen Zwiebeln sterben die entsprechenden Mutterblätter meist bald ab. Spreitenlose Niederblätter oder echte Nährblätter, wie bei der Mehrzahl der früher genannten *Allium*-Arten, sind bei *A. schoenoprasum* gar nicht zu finden; die dünnen, weißen, zuletzt braunen und zerspaltenden Häute, die die lebenden Zwiebeln umgeben, werden also ausschließlich von den Basen der abgestorbenen Laubblätter gebildet. Die fertigen Zwiebeln (Fig. 226, 1—3) haben vor dem Erscheinen des Blütenstengels eine längliche bis länglich-eiförmige Gestalt, oder sind bisweilen auch stärker verlängert (**154**, S. 150; 21, S. 8).

Bezüglich der Zahl der alljährlich entstehenden Sprosse schwanken die einzelnen Formen bezw. Rassen von *A. schoenoprasum* sehr; meist treten in einer Vegetationsperiode 2 bis 3 Sproßgenerationen auf. Am kleinsten ist ihre Zahl bei der nur auf Alpenmatten in den Schweizer Alpen vorkommenden Rasse *Hegetschweileri* A. u. G., deren meist eiförmig-längliche Zwiebeln deutlich voneinander entfernt sitzen, weil die Grundachse zwischen ihnen sich ohne Seitenzwiebeln zu entwickeln bis über 2 cm verlängert. Bei den beiden andern einheimischen Rassen *riparium* (Opiz) und dem gebirgsbewohnenden *sibiricum* (L.) bleibt die Grundachse gestaucht, und infolge der reichen Verzweigung sind die Zwiebeln dicht gedrängt. Je reichlicher an den Standorten die Pflanzen blühen, desto lockerer sind meist ihre Rasen, da die Ausbildung kräftiger Blütenstengel und reichlicher Fruchtansatz stets auf Kosten der seitlichen Vermehrungszwiebeln erfolgt: je mehr also die Blütenbildung zurücktritt, desto mehr wird die Verzwei-



Fig. 226. *Allium schoenoprasum.*
1 Alte Grundachse, 1 : 1. 2 Jüngere sich gabelnde Grundachse, 1 : 1. 3 Längsschnitt durch eine Zwiebel, 1 : 1. 4 Innere jüngste Blätter der Verjüngungszwiebel, 6 : 1. 5 Querschnitt durch die Verjüngungszwiebel, links der Blütenstengel, 6 : 1. 6 Querschnitt durch den Stengel, 12 : 1. 7 Beblätterung des Stengels, 1 : 1. 8 Junges Laubblatt, aus dessen Scheide das nächste hervorsieht, etwas vergr. 9–12 Blütenstände in den verschiedenen Stadien der Entwicklung, 1 : 1. 13 Teil einer Blüte, 3 : 1. 14 Frucht, 2 : 1. (1–5, 7–11, 13 Orig. Loew; 6 nach Raunkiär, 12 und 14 nach Reichenbach).

gung und vegetative Vermehrung gefördert, desto dichter wird der Rasen der Laubblätter. Am deutlichsten tritt dies bei einer Anzahl Kulturformen des Schnittlauches hervor, bei deren Züchtung ja vornehmlich auf die reiche Blattentwicklung Gewicht gelegt wurde; hier läßt sich beobachten, daß in der Achsel eines jeden ausgewachsenen Laubblattes ein Achselsproß entsteht, der alsbald wieder nacheinander Laubblätter erzeugt. Die Mutterblätter bleiben bei dieser Form länger grün und frisch als bei den wild wachsenden. Durch die reichliche Verzweigung und Blattbildung verschwindet fast alles was an Zwiebelbildung erinnert, und die fleischigen Nährblätter stehen ohne merkliche Anschwellung am Grunde dicht nebeneinander, wie bei rasenbildenden Gräsern. — Auch bei wild wachsenden Pflanzen sind größere Mengen von Reservestoffen in den dünnen Blattscheiden nicht vorhanden.

W u r z e l n entstehen meist in größerer Zahl, etwa zu 12, einseitig am Grunde der jeweilig jungen Achselsprosse (Fig. 226, 2); da bei den wilden Pflanzen die älteren Sproßgenerationen zeitig absterben, werden sie bald frei. Die durchschnittliche Länge der Wurzeln beträgt etwa 5—6 cm; es sind keine Zugwurzeln vorhanden (L o e w Manuskr.).

Der S t e n g e l ist bei den Rassen und Formen des *A. schoenoprasum* von sehr wechselnder Länge: bei *Hegetschweileri* wird er nur 5 - 15 cm hoch, ebenso bei var. *alpinum* Lam. u. DC., wo er die Blätter nicht oder kaum überragt, und bei sehr vielen Kulturformen; die übrigen Rassen haben viel kräftigere, mitunter bis 1/2 m hoch werdene Stengel, die fast stets länger als die Blätter sind, besonders *sibiricum* ist selten unter 20 cm hoch. Die Oberfläche des Stengels ist glatt oder etwas rauh, er wird von dem oder den obersten Blättern mit ihrem Grunde entweder nur unten so umhüllt, daß er ziemlich steif frei steht, oder bis zu seiner Mitte. Dies wechselt sehr je nach dem Standorte, bei üppigen wenigblütigen Kulturformen bleibt der Stengel meist weit eingeschlossen.

In seinem anatomischen Aufbau weicht er von den meisten einheimischen Arten dadurch erheblich ab, daß er im Innern in seiner ganzen Länge hohl ist (Fig. 226, 6). Wie bei den übrigen Arten liegt unter der Epidermis ein ziemlich entwickeltes Assimilationsgewebe ohne mechanische Elemente, nach innen folgt ein ununterbrochener aber ziemlich dünner mechanischer Ring mit einem eingelagerten Kreise von Gefäßbündeln, die etwas in das grüne Rindengewebe vorspringen. An seiner Innenseite ist der mechanische Ring von einer mäßig dicken Lage von Markgewebe ausgekleidet, welches den innern Luftraum umschließt und an der Innenfläche einen Kreis ziemlich voneinander entfernter, nicht oder kaum geschützter Gefäßbündel trägt. Der ganze Stengel ist also, wie ja auch seine Konsistenz verrät, mechanisch wenig fest. (**154**, S. 191).

Die B l ä t t e r (Fig. 226, 7 u. 8) sind röhrenförmig und stielrund oder fast stielrund, nur bei der Rasse *Hegetschweileri* oft etwas abgeflacht; ihre Oberfläche ist meist glatt, seltener rauh, die Farbe wechselt von lebhaftem Grasgrün bis zu einem deutlichen Graugrün. Anatomisch bieten die Blätter nichts bemerkenswertes.

Der B l ü t e n s t a n d ist anfänglich von einer weißlichen oder rötlichen Hülle umschlossen, die ihn schon gleich bei seinem Erscheinen sehr auffällig macht (Fig. 226, 9—11). Sie ist dünnhäutig und zerspaltet beim Heranwachsen des Blütenstandes in 2 bis 3 Klappen, die breit-eiförmig und spitz bis zugespitzt sind, die Länge des Blütenstandes aber nicht erreichen. Dieser ist meist vielblütig (Fig. 226, 12), nur bei der Rasse *Hegetschweileri* und einigen Kulturformen verhältnismäßig armblütig; er hat eine meistens halbkugelige oder kugelige Gestalt, selten ist er verlängert, besonders groß mitunter bei der Rasse *sibiricum*. Zwiebeln wurden im Blütenstande bisher nicht beobachtet.

Die Blüten haben Stiele, deren Länge zumeist hinter der des Perigons zurückbleibt und öfter in demselben Kopfe so schwankt, daß die äußeren kürzer, die inneren so lang oder sogar länger als die Perigonblätter sind; selten sind schon die äußeren so verlängert. Besonders kurz, nur 3—5 mm lang, sind sie bei *Hegetschweileri*. Am Grunde der Blütenstiele werden keine Hochblätter ausgebildet.

Die Länge der Perigonblätter kann von 7—14 mm schwanken. Außen sind sie ganz glatt und glänzend; ihre Farbe ist meist lebhaft rosa-violett oder rosa, selten purpurrot oder weiß; die farbigen Perigonblätter zeigen stets einen dunkleren Mittelstreifen. Bei der Rasse *riparium* sind sie länglich-lanzettlich bis eiförmig-lanzettlich, meist zugespitzt oder doch spitz; die Rasse *sibiricum* hat viel schmälere, oder gar linealisch-lanzettliche Perigonblätter, die sich nach oben allmählich verschmälern. Die Staubblätter ragen nicht über das Perigon hervor, bei *Hegetschweileri* erreichen sie sogar nur etwa dessen halbe Länge; sie sind bei fast allen Formen ungezähnt, nur bei der im Gebiet bisher nicht gefundenen var. *denticulatum* Adamov. haben die inneren Staubfäden jederseits eine vorspringende Kante oder einen deutlichen Zahn. Ganz am Grunde sind die Staubfäden untereinander und mit den Perigonblättern verwachsen. — (G.)

Die Blütezeit fällt in der Ebene in die Monate Mai und Juni, im Hochgebirge in den Juli nnd August. Der Blütenstand besteht aus nicht sehr zahlreichen, meist 10—20, auf den kurzen Stielen nach verschiedenen Richtungen stehenden Blüten, welche deutlich protandrisch sind. Die Perigonblätter breiten sich bei der Anthese nur trichterförmig auseinander und schließen sich abends. Die weißen pfriemenförmigen Filamente sind erheblich kürzer als die Perigonblätter und bilden durch ihre Verwachsung miteinander und mit dem Grunde der Perigonblätter eine Rinne um die Basis des hier stark verschmälerten, stumpf 3eckigen Fruchtknotens. Beim Aufgehen der Blüte beginnen nacheinander die ca. 1 mm langen purpurroten introrsen Antheren aufzuspringen, wobei sie sich mit grünlichweißem Pollen bedecken (Fig. 227 A). Währenddem streckt sich der weiße Griffel und entwickelt seine Narbe gewöhnlich bald nachdem alle Antheren sich geöffnet haben; er reicht dann mit seiner Spitze bis zu den Antheren, sodaß jetzt, besonders beim Schließen der Blüten, spontane Selbstbestäubung eintreten kann (Fig. 227 B). Eigentümlich ist die Art, wie der in 3 Septalnektarien abgesonderte Nektar zu Tage tritt (nach 164). Der grüne, 3 mm hohe Fruchtknoten ist an seiner Basis stark zusammengezogen und zeigt dort den Nähten der Fruchtblätter entsprechend 3 Höhlungen, die sich nach oben als geschlossene Kanäle etwa bis in die halbe Höhe des Fruchtknotens fortsetzen; an ihrem oberen Ende münden in sie die 3 Septalnektarien, die unten im verjüngten Basalteil des Fruchtknotens beginnen, mit einem engen porenartigen Kanal. Der hier eintretende Nektar läuft in den äußeren Höhlungen herunter und sammelt sich am Grunde des Fruchtknotens in der Filamentrinne vorzugsweise an den Basen der 3 inneren Staubblätter an. Als Besucher der Blüten werden nur von Ricca kleine, in der Dämmerung

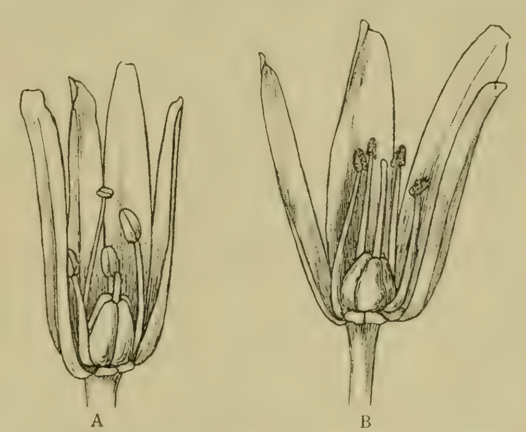


Fig. 227. *Allium schoenoprasum* var. *sibiricum*. A junge, B ältere Blüte, beide nach Wegnahme von 2 Perigon- und 2 Staubblättern; 4 : 1. (Orig. H. Astheimer).

fliegende Schmetterlinge aus den Alpen von einer Höhe von 2000 m ü. M. erwähnt.(**174, 156, 169, 6,** K.) — (K.).

Die Frucht ist eine breit-eiförmige bis fast rundliche, deutlich 3 teilige Kapsel mit meist etwas eingezogener Spitze (Fig. 226, 14). Die Samen sind nach Massart[1]) plattgedrückt und fast geflügelt, sodaß sie für den Windtransport geeignet sein könnten. — (G.).

40. Allium fistulosum L. Winterzwiebel. 41. A. cepa L. Küchenzwiebel. 42. A. ascalonicum L. Schalotte. 43. A. moschatum L. Moschus-Lauch.

Die 3 erstgenannten dieser Arten sind im Gebiet nicht einheimisch und z. T. unsicherer Herkunft. Was schon früher (S. 361) über die alte Kultur mancher *Allium*-Arten bemerkt wurde, das trifft außer dem Knoblauch besonders für diese Arten zu. Von *A. fistulosum* ist Sibirien als Heimat bekannt, nach Regel[2]) wächst es auch in Turkestan; bei uns wird es auch unter den Namen Röhrenlauch oder Hackezwiebel gebaut und verwildert von den Kulturen aus leicht auf Schutthaufen, an Zäunen, in Gärten usw. Ganz ungewisser Herkunft ist *A. cepa*, die Küchenzwiebel, auch kurzweg Zwiebel, Sommerzwiebel oder Bolle genannt; wahrscheinlich ist ihre Urheimat das westliche Asien, Beludschistan und Afghanistan. Sie wird bekanntlich bei uns massenhaft nicht nur in Gärten, sondern auch im großen auf Feldern gebaut. Im ägyptischen Sudân gehört sie zu den aus nördlichen Gegenden eingeführten Kulturpflanzen, wie *Cicer arietinum*, *Vicia faba* u. a. (Ascherson): nach Schweinfurth wurde sie schon im alten Aegypten mit *A. sativum* und *A. porrum* kultiviert, auch im Museo reale in Turin findet sich eine kleine Zwiebel von *A. cepa* aus einem altägyptischen Grabe, und ebenso ist nach Loret die Art in Altägypten sicher nachweisbar. Über die Herkunft der Schalotte gehen die Ansichten sehr auseinander: angeblich soll sie in Vorderasien heimisch sein, aber schon De Candolle[3]) spricht sich dahin aus, daß *A. ascalonicum* nur eine Kulturform der Küchenzwiebel sei, und Engler[4]) pflichtet dem bei. Recht abweichend von den genannten Arten und nicht unmittelbar mit ihnen verwandt ist das noch im südöstlichsten Teil des Gebietes einheimische *A. moschatum*, welches von allen andern Arten dieser Gruppe schon durch die zuletzt feinnetzig zerfasernden Zwiebelhäute verschieden ist. Dieses wächst meist an Kalkfelsen und auf steinigen Hügeln, hier und da auch auf trockenen Wiesen und Sandfeldern. Bei uns ist es nur in Istrien und auf dessen Inseln verbreitet und wird außerdem noch auf dem Rohitsch in Steiermark angegeben. In der Nähe unseres Gebietes hat die Pflanze ein viel größeres Wohngebiet in Ungarn, Dalmatien, im kroatischen Küstenland, wo sie einen Bestandteil der oft fälschlich als „Felsenheide" bezeichneten Steppenformation bildet. Auch im Südwesten nähert sich *A. moschatum* in der Provence und Dauphiné den Grenzen unseres Gebietes; weiter ist es im mediterranen Südfrankreich, auf der iberischen Halbinsel, in Italien, auf der Balkanhalbinsel, in Südrußland, der Krim und im Ural verbreitet; außerhalb Europas wächst es noch im Kaukasus und in Vorderasien.

Die Zwiebel von *A. fistulosum* (Fig. 228) ist von Irmisch (87, S. 15), Bruck[5]) und Loew (Manuskr.) untersucht worden. Die junge Hauptzwiebel, die sehr wenig als solche hervortritt, wird wie bei den meisten an-

[1]) J. Massart, La dissémination des plantes alpines. Bull. Soc. Bot. de Belgique. Bd. 37. 1898. S. 129—150.

[2]) Flora Turkestanica. 1876. S. 18.

[3]) Origine des plantes cultivées. 1883. S. 86.

[4]) In: V. Hehn, Kulturpflanzen und Haustiere.

[5]) M. Th. Bruck, Beiträge zur Morphologie einiger Knollen- und Zwiebelgewächse. Progr. d. Oberrealschule Czernowitz. 1882. S. 10.

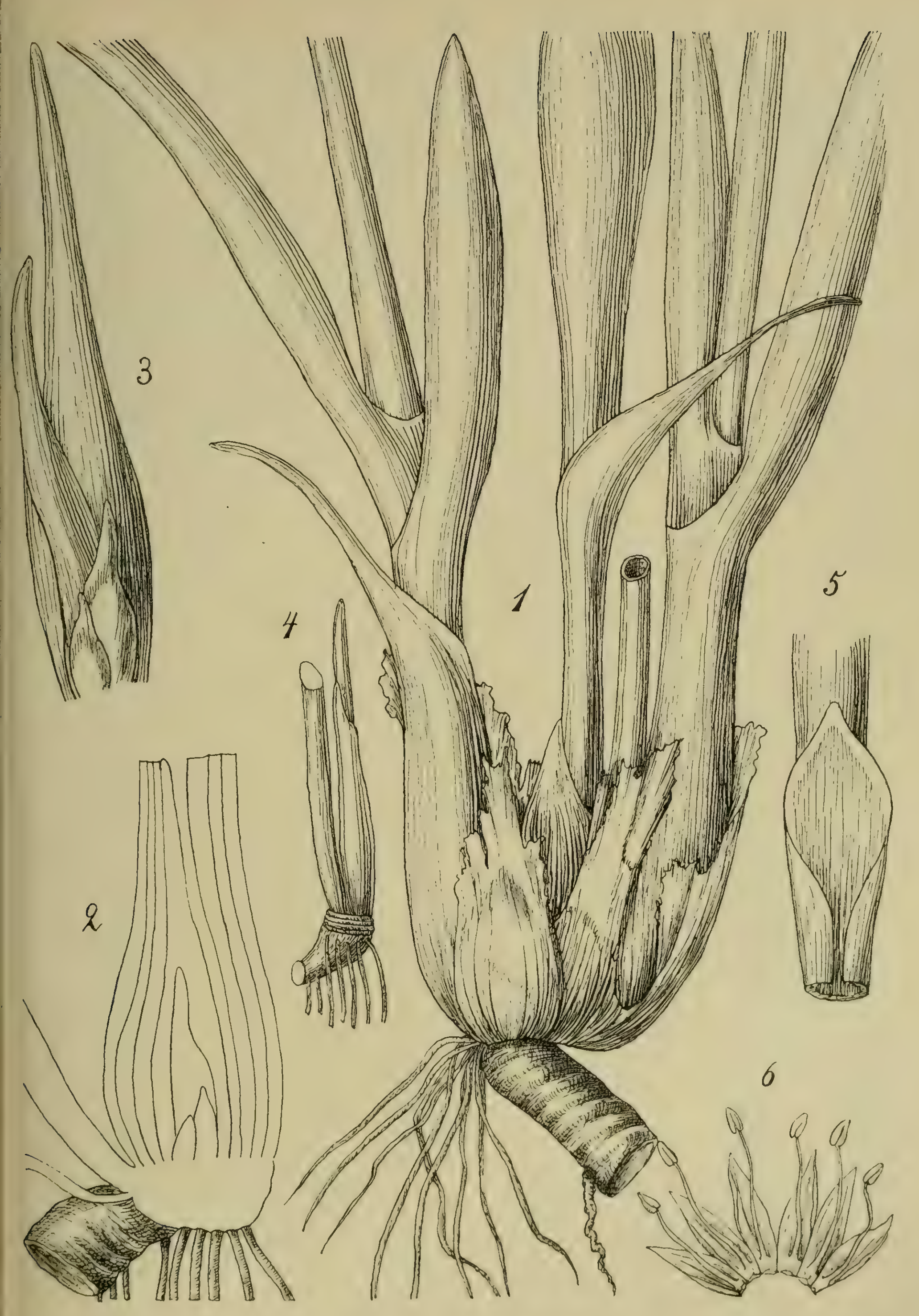


Fig. 228. *Allium fistulosum.*

1 Verzweigung einer blühenden Pflanze, in der Mitte der kurze vorjährige und der aufgeblasene diesjährige Blütenstengel, 1 : 1. 2 Längsschnitt durch die Zwiebel, in der Mitte die Verjüngungszwiebel, 2 : 1. 3 Jüngste Blätter der Zwiebel, 6 : 1. 4 Pflanze im Mai nach Entfernung der Blätter unterhalb des links befindlichen Blütenstengels, rechts 2 Blätter der Hauptknospe, 1 : 3. 5 Öffnung der Blattscheide mit dem Ligula-artigen Rande, 1 : 1. 6 Perigon mit Staubblättern, auseinandergebreitet, 2 : 1. (1, 2, 3, 5 Orig. Loew; 4 nach Irmisch, 6 nach Reichenbach.)

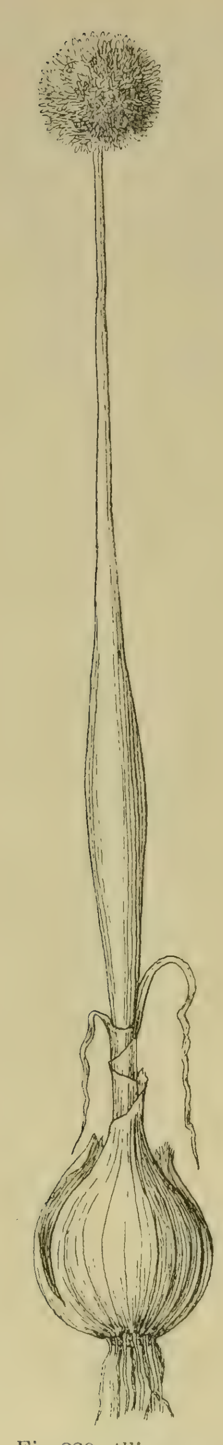


Fig. 229. *Allium cepa.* Verkleinertes Habitusbild der blühenden Pflanze. (Nach Reichenbach).

dern Arten unmittelbar neben dem Blütenstengel angelegt (Fig. 228, 4). Als erstes (äußerstes) Blatt bildet sich ein Scheidenblatt aus, welches nur mit einer kurzen Spreite versehen ist, sich aber sonst von den darauf folgenden Laubblättern sehr wenig unterscheidet. Diese wachsen nach und nach heran, während das oder die untersten Blätter sehr bald absterben (Fig. 228, 3). Bis zum Winter werden weitere Blätter erzeugt und die dabei gebildete Zwiebel, die ganz aus den Basen der Laubblätter besteht, also eine echte Laubblattzwiebel im Sinne Loew's ist, wird meist nicht über 1,5—2 cm dick. Mit Eintritt der Kälte stockt das Wachstum der Pflanze, aber die Blätter sterben nicht ab, sondern bleiben grün. In den wärmeren Gebieten und an geschützten Lagen überdauern sie den Winter und werden dann auch wie Schnittlauch oder Porree benutzt; oft aber werden sie durch den Frost getötet, besonders wenn sie trocknen Winterwinden ausgesetzt sind. Zu dieser Zeit ist die eiförmige bis längliche Zwiebel von den Resten abgestorbener Blätter, von ziemlich dünnen, zunächst weißen, später sich braun färbenden Häuten umgeben, die meist nicht zerspalten.

Ungefähr gleichzeitig mit der Hauptzwiebel bilden sich in den Achseln der absterbenden Blätter meist eine oder einige Nebenzwiebeln aus, die oft schnell heranwachsen und der Hauptzwiebel nicht viel an Größe nachzugeben pflegen. Sie sitzen der fast wagerechten Grundachse auf, die von zahlreichen Blattnarben rings gefurcht ist, verholzt und bis zum nächsten Jahre, wo bereits alle ihre Blätter abgestorben sind, am Leben bleibt, sich aber sehr leicht von den Zwiebeln ablöst. Fig. 228, 2 zeigt einen Längsschnitt durch die Spitze der Grundachse und die daran sitzende Hauptzwiebel im winterlichen Zustand; der letztjährige Blütenstengel und die abgestorbenen Laubblätter sind abgebogen oder entfernt. Der Hauptteil wird durch die kaum verdickten Scheiden von 3 Laubblättern gebildet; in ihnen sind die Anlagen für die Blätter des nächsten Jahres eingeschlossen, sodaß im ganzen 7 Blätter bezw. Blattanlagen zu erkennen sind. Bis zum Erscheinen des Blütenstengels werden meist noch einige Blätter gebildet, während die äußeren inzwischen wieder absterben; Loew zählte 8 Blätter um den Blütenstengel herum und fand von den inneren das größte 7 cm, das zweite 2 cm, das dritte 5 mm lang, das vierte noch ganz kurz.

Die Zwiebel von *A. cepa* ist morphologisch vielfach, am eingehendsten von Bruck (a. a. O.) untersucht worden. Sie ist im Gegensatz zu der von *A. fistulosum* sehr deutlich ausgebildet und hat bei den Kulturformen meistens eine niedergedrückt-kugelige, seltener eine schlankere, etwa eiförmige Gestalt. Im herbstlichen Ruhezustand findet man die Zwiebel außen von 3—4 trockenen dünnen, meist durchscheinenden Häuten von rotgelber bis rotbrauner Farbe eng umschlossen; ihr lebender Teil wird in der Regel von 3—5 oder 6 geschlossenen fleischigen konzentrischen, eng aufeinander liegenden Scheiden gebildet, welche die Hauptmasse der Zwiebel ausmachen (Fig. 230, 2). An ihrer oberen Mündung

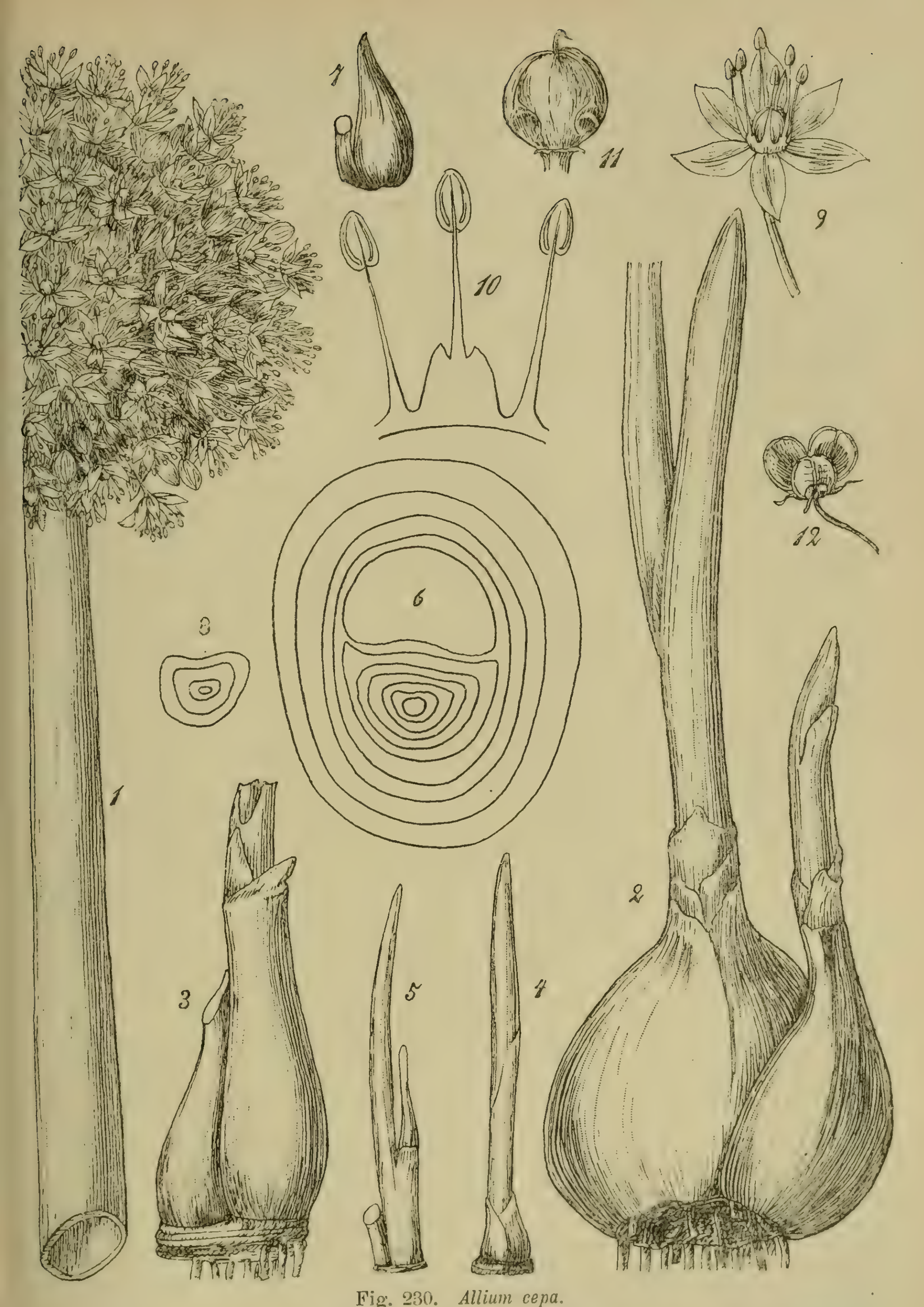


Fig. 230. *Allium cepa.*

1 Teil eines Blütenstandes, 1 : 1. 2 Austreibende Zwiebel mit Nebenzwiebel, die trockenen Häute entfernt, 1:1. 3 Inneres der Hauptzwiebel nach Entfernung der Nährblätter, die Bildung der nächsten Haupt- und Nebenzwiebel zeigend, 1 : 1. 4 In der Verjüngungszwiebel eingeschlossene Knospe, 1 : 1 5 Knospe der Verjüngungszwiebel zur Blütezeit, wächst gleich wieder aus, 1 : 1. 6 Querschnitt durch eine blühende Zwiebel mit dickem Blütenstengel, 1 : 1. 7 Junge, nicht sogleich in Laubblätter auswachsende Verjüngungs- (Haupt-) Zwiebel neben dem Blütenstengel, etwas verkleinert. 8 Querschnitt durch 7. 9 Blüte 2 : 1. 10 Jnnere und äussere Staubblätter, 4 : 1 11 Frucht, 2 : 1. 12 Aufgesprungene Kapsel, 1 : 1. (1, 9—12 nach Reichenbach, 2—4 nach Bruck, 5, 7, 8 nach Irmisch, 6 Orig. Loew.)

kann man leicht erkennen, daß es die lebend gebliebenen Scheiden der Laubblätter des letzten Sommers sind, die ein dickes Wasserspeichergewebe ausgebildet haben; ihre Spreiten haben sich in ähnlicher Weise wie es bei *Hyacinthus* u. a. geschieht von ihnen gelöst. Das Innere der Zwiebel (Fig. 230, 3—5) wird von der Hauptknospe gebildet, die aus mehreren fleischigen Scheiden besteht: diese haben keine oder doch nur eine sehr kurze Spreite. Vorhanden ist eine solche, wenn die Zwiebeln vorzeitig auswachsen. Bruck macht auf die leicht zu beobachtende, den Hausfrauen wohlbekannte Tatsache aufmerksam, daß an den äußeren lebenden Zwiebelblättern die innere, also der organischen Oberseite angehörige Epidermis ganz außerordentlich lose sitzt, sodaß sie sich beim Entfernen der Zwiebelschuppe als feines Häutchen ablöst und oft als Überzug an der nächsten inneren Schuppe haften bleibt.

Kleinere Zwiebeln umschließen meist nur die Hauptknospe, die gewöhnlich bereits die Anlage des Blütenstandes enthält; in andern finden sich die zur nächstjährigen Vermehrung dienenden Gebilde. Es liegt dann unterhalb eines oder meist zweier der fleischigen äußeren Zwiebelschuppen neben der auf einer Seite etwas abgeplatteten Hauptzwiebel eine Nebenzwiebel, die später austreibt (Fig. 230, 2, 3). An einer solchen Zwiebel, aus der beim Austreiben zwei Sprosse, ein kräftigerer und ein schwacher, hervorkommen, findet man zu der Zeit, wenn die ersten Laubblätter schon über den Boden kommen, bei den zu vegetativer Vermehrung neigenden Formen innerhalb der größeren der beiden eingeschlossenen Zwiebeln, die jetzt begonnen haben, sich abzurunden, wiederum 2 Zwiebelanlagen, eine größere Hauptzwiebel und eine kleinere Nebenzwiebel (Fig. 230, 2). Ziemlich selten sind die beiden Zwiebeln ganz gleichartig ausgebildet, sodaß die Zwiebel verdoppelt erscheint; einen solchen Fall beobachtete z. B. Schilbersky[1]). Hie und da kommt gar keine Hauptzwiebel zur Ausbildung, sondern die ganze Zwiebel zerfällt in bis zu 8 gleichartige Zwiebeln (var. *aggregatum* Don). Die Formen mit zahlreichen Nebenzwiebeln vermehren sich fast nur mit Hilfe dieser.

Die zuletzt erwähnte Hauptzwiebel besteht gewöhnlich aus 3 Blättern, die je eine lange Scheide besitzen und oben eine kurze Spreite tragen; im innersten Scheidenblatt liegt die Knospe mit 2 Blattanlagen (Fig. 230, 4), zwischen denen die Anlage für den Blütenstengel eingeschlossen ist. Die früher erwähnte Nebenzwiebel ist, je kräftiger sie sich entwickelt, desto mehr der Hauptzwiebel in ihrem Aufbau ähnlich; oft enthält auch sie schon die Anlage für einen Blütenstengel, und nicht selten umschließt sie auch wieder eine Nebenzwiebel. Die noch im Innern eingeschlossenen Nebenzwiebeln bestehen aus einigen (bis 5) Scheidenblättern, die an der Spitze eine ganz kurze Spreite tragen und im Innern ihre Knospe enthalten.

Zur Blütezeit sind bei *A. cepa* die äußern Blätter vertrocknet und zu den oben beschriebenen Zwiebelhäuten geworden; die inneren sind noch am Leben und von fleischiger Beschaffenheit. In der Achsel des obersten Blattes ist nun auch schon die junge Hauptzwiebel vorhanden (Fig. 230, 6), die meist aus mehreren fleischigen scheidenartigen Schuppen ohne Spreite besteht; nicht selten treibt diese Hauptzwiebel bereits vor der Blütezeit aus, und in diesem Falle trägt das untere Blatt an seiner Spitze eine deutliche, wenn auch kurze Spreite (87, S. 15). Daß die Zwiebelschuppen durch die Bildung des Blütenstengels sehr stark ausgesogen werden, ergibt sich aus der Tatsache, daß die Zwiebeln viel länger fleischig bleiben, wenn man den Blütenstand bei seinem Erscheinen entfernt. Der Raum, den der dicke Blütenstengel in der Zwiebel einnimmt, ist unverhältnismäßig groß; auf dem etwa 8 mm über dem Zwiebelboden geführten Querschnitt (Fig. 230, 6) übertrifft der von dem Stengel eingenommene Raum noch den der ganzen künftigen Hauptzwiebel. Die zahlreichen Gartenformen unterscheiden

[1]) Botan. Centralbl., Bd. 72, 1897. S. 388.

sich im wesentlichen durch Form, Größe und Farbe der Zwiebeln; die Gestalt ändert von der breit niedergedrückt-kugeligen bis zur kugeligen, länglichen und eiförmigen ab, die Größe erreicht bei manchen Formen einen Durchmesser von 15 cm, die Farbe schwankt von silberweiß bis schwefelgelb und lebhaft rotbraun, ja bis blutrot. Die größten Formen entwickeln meist gar keine oder doch nur vereinzelte Seitenzwiebeln (var. *maius* Don). Eine eigentümliche Sprossung der Zwiebel während des Winters, wodurch sie die „Form von 4 übereinander gestellten weißen Lilien“ annahm, erwähnt Melsheimer[1]).

Falkenberg (55) fand, daß das Dickenwachstum der Zwiebel auf die Tätigkeit einer Teilungszone zurückzuführen ist, die radiale Zellreihen erzeugt; beim Dickenwachstum des Vegetationskegels, des Stengels u. s. w. werden die inneren Zellen bald zu Dauerzellen, während immer weiter nach außen liegende Zellgruppen das Dickenwachstum besorgen. Bald erlischt dieses ganz. In ähnlicher Weise dehnen sich auch die äußeren, noch lebenden Zwiebelhäute entsprechend dem Zuwachs der inneren Zwiebelteile. Nach Göppert sterben die Zwiebeln bei einer Temperatur von etwa -8^0.

A. ascalonicum besitzt eine meist länglich-eiförmige, $3^1/_2$—4 cm lange und etwa 2—$2^1/_2$ cm dicke Zwiebel, die meist schiefer gebaut ist als bei den vorhergehenden Arten; außen ist sie mit dünnen, nicht zerspaltenden Häuten bekleidet, deren Farbe anfangs violett bis rötlich ist, später aber braungelb wird. Von der von *A. cepa* unterscheidet sie sich schon äußerlich dadurch, daß die Ausbildung reichlicher Nebenzwiebeln bei ihr die Regel ist, also mehrere Zwiebeln von den äußeren, abgestorbenen Hüllen umschlossen werden. Zur Zeit der Ruhe sieht man unter diesen Hüllen schon selbständige, der Hauptzwiebel anliegende Nebenzwiebeln, die oft in der Länge nicht erheblich hinter jener zurückbleiben (Fig. 231, 2). Nachdem die Hauptzwiebel 2 (oder 3) Zwiebelschuppen erzeugt hat, entsteht in der Achsel des zweiten und des darauffolgenden Blattes wieder eine neue Knospe; oft scheint jedes Blatt eine zu einer Zwiebel auswachsende Achselknospe zu bilden, und die beiden innersten Knospen der Hauptzwiebel wachsen zu ungefähr gleich großen Zwiebeln heran. Die Zwiebeln bleiben meist zu mehreren auf dem Zwiebelboden sitzen, der sich seitlich verlängert und die vorjährigen Reste daher seitlich läßt. An der nicht blühenden Zwiebel fand Loew unter den toten gefärbten Häuten eine gelbliche Schuppe, welche die Scheide des untersten Laubblattes darstellte; ihr folgten noch 2 grüne Laubblätter. Große, blühbare Zwiebeln besitzen eine viel größere Zahl von Schuppen, 7—8, und die Endknospe ließ im Zustande der Ruhe 4 Anlagen zu künftigen Laubblättern erkennen. In der Erneuerung der Zwiebel während und nach der Blütezeit schließt sich die Pflanze an *A. cepa* an. — Göppert fand, daß die Zwiebeln von *A. ascalonicum* bei etwa -8 bis 10^0 abstarben, deshalb brauchen sie auch in allen Gebieten mit kälteren Wintern einen Winterschutz.

Die Zwiebel von *A. moschatum* (nach Loew Manuskr.) ist aus eiförmigem Grunde verschmälert und besitzt oft einen ziemlich schlanken Halsteil (Fig. 232, 2); zur Zeit der Ruhe ist sie außen von weißlichen bis gelblichen oder rötlichen Häuten umgeben, die später braun werden und zuletzt in feine Fasern zerfallen. Wie bei *A. fistulosum* bildet sich die Hauptzwiebel des nächsten Jahres in der Achsel des oberen Blattes neben dem Blütenstengel (Fig. 232, 3); die Achse der Zwiebel, auf der beide stehen, ist kaum 1,5 mm hoch und nur 2,5 mm breit. Der Verjüngungssproß beginnt mit einem meist häutigen Niederblatt, welches an seiner Mündung schräg abgeschnitten ist und keine Spreite oder höchstens die Andeutung einer solchen zeigt; das nächste Blatt ist bereits ein Laubblatt (Fig. 232, 3—6). Beim

[1]) Pflanzenmonstrositäten. Verh. Naturw. Ver. d. Preuss. Rheinl. und Westf. Jahrg. 38, II. 1881. Corr.-Bl. S. 175.

Erscheinen der ersten Laubblätter über dem Boden ist dieser ganze Sproß etwa 3 cm lang und 4 mm dick; später treten meist 5 normale Laubblätter hervor, während das 6. den Blütenstengel scheidenartig umgibt und nur eine kurze Spreite trägt. Die Zwiebel ist also auch hier eine echte Laubblattzwiebel („Scheidenspeicherzwiebel") ohne besonders ausgebildete Speicherblätter. Hinsichtlich der vegetativen Vermehrung der Pflanze durch Produktion von Nebenzwiebeln scheint sich diese Art nach Loew je nach dem Standorte ungleich zu verhalten.

Die Wurzeln der hier besprochenen Arten sind je nach dem Standort verschieden ausgebildet. Die von *A. cepa* dringen in lockerem Gartenboden oft bis mehrere dm tief ein und erfüllen bei etwa 2 dm Tiefe den Boden vollständig, um weiter unten wieder spärlicher zu werden; im Verhältnis zu andern Kulturpflanzen ist der von ihnen eingenommene und ausgenützte Bodenraum gering. Nemec, der auch abnorme Kernteilungsvorgänge in den Wurzeln von *A. cepa* beobachtete [1]), fand, daß Wurzelenden dieser Art aus einer Temperatur von 21° in eine solche von 2,5° versetzt sich um 1,7—2,9 % verkürzten, bei umgekehrter Behandlung sich verlängerten (125).

[1]) Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. 33. 1899. S. 313.

Fig. 231. *Allium ascalonicum.*

1 Blätter und Blütenstengel, 1 : 1. 2 Längsschnitt durch eine sich vegativ vermehrende Zwiebel, 1 : 1. 3 Epidermis der Blattunterseite, 1 : 1. 4 Staubblatt, 4 : 1. 5 Pistill, etwas vergr. (1, 4, 5 nach Reichenbach. 2 und 3 Orig. Loew).

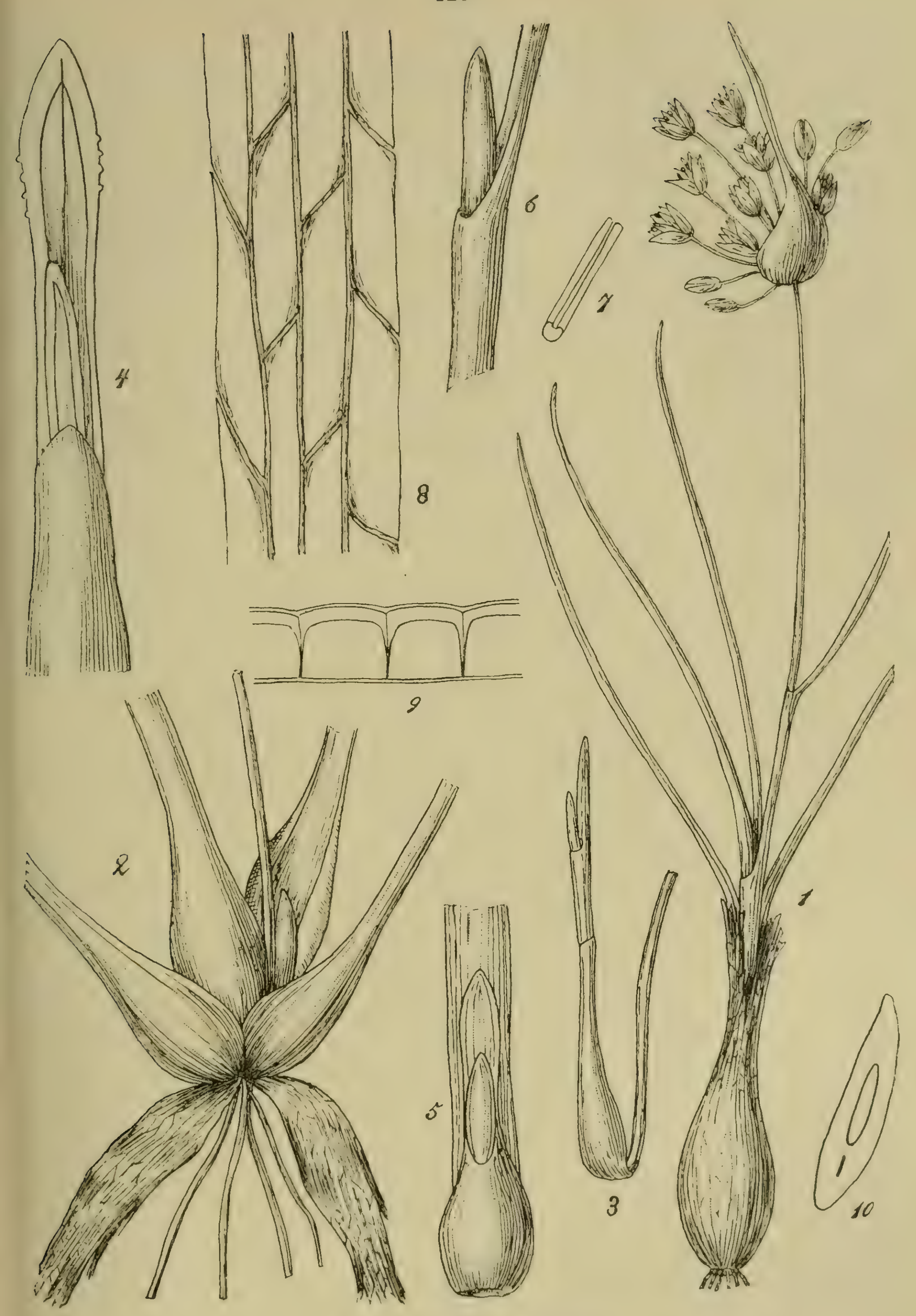


Fig. 232. *Allium moschatum.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Kräftige Zwiebel mit gelösten Schuppen, etwas vergr. 3 Verjüngungsspross neben dem Blütenstengel, 1 : 1. 4 Junger Spross, Blattspitze, 5 : 1. 5 Junge Verjüngungszwiebel, 5 : 1. 6 Scheidenmündung, 4 : 1. 7 Stück eines Blattes, 2 : 1. 8 Fasernetz der Zwiebel, vergr. 9 Querschnitt durch die Epidermiszellen des Blattes, 1 : 1. (1 und 7 nach Reichenbach und Loew, 2–6, 8, 9 Orig. Loew.)

Der Stengel ist bei *A. ascalonicum* und *A. moschatum* zylindrisch, bei *A. fistulosum* und *A. cepa* (Fig. 229) aber unterhalb der Mitte in sehr charakteristischer Weise aufgeblasen und bis zu 1 m hoch; durchschnittlich ist er bei *A. fistulosum* niedriger als bei *A. cepa*. Bei beiden Arten wird der Stengel nur an seinem Grunde von Blättern umgeben und von deren Scheiden umfaßt und ist röhrenförmig hohl. Im untersten Teil ist der Stengel von *A. cepa* derb und erst etwa 15 cm über seinem Grunde beginnt die weite, zentrale Höhlung (Loew Manuskr.). Im dicksten Teil mißt die Höhlung bis über 1 cm an Weite und die Dicke der Wandung beträgt einschließlich des Markgewebes etwa 2 mm. Das unter der Epidermis liegende Assimilationsgewebe besteht aus 2—3 Schichten von Palissadenzellen; darunter liegt farbloses Parenchym, weiter nach innen ein ziemlich dünner, mechanischer Ring aus Sklerenchymzellen, dem einzelne Gefäßbündel eingelagert sind. An den Sklerenchymring legt sich innen ein mehr oder weniger stark ausgebildetes Markgewebe an, in dem wieder einzelne, zerstreute Gefäßbündel verlaufen. Entsprechend der großen Weite des Stengels ist er mechanisch ziemlich wenig fest, seine Säulenfestigkeit wird im wesentlichen durch den Turgor der parenchymatischen Zellen hergestellt. In der Stengelhöhlung ist in Zentralasien und im östlichen Mitteleuropa mehrfach eine Blattschneiderwespe, *Megachile genalis* Mor., beobachtet worden, die ihre Zellen hineinbaut[1]).

Die Blätter von *A. fistulosum* und *A. cepa* sind aufgeblasen, röhrenförmig, bei ersterer Art oft so lang, bei letzterer erheblich kürzer als der Stengel und wie dieser auffallend blaugrün („lauchgrün"). Auch die Blätter von *A. ascalonicum* sind stielrund und hohl, aber von pfriemlicher Gestalt, kürzer als der Stengel. Die von *A. moschatum* sind borstlich-pfriemlich, fast stielrund, aber oberseits deutlich gefurcht (Fig. 232, 7), zudem am Rande etwas gewimpert-rauh. Als Ursache hierfür fand Loew, daß an den hyalinen Blatträndern, die innen von je einem Gefäßbündel begleitet werden, kleine Höckerchen sitzen. Die Randgefäßbündel laufen an der Blattspitze mit dem mittleren zusammen; das ganze Blatt zeigt eine derbere Beschaffenheit als bei den andern Arten der Gruppe, entsprechend dem trockeneren Standorte sind auch die Epidermiszellen außen ziemlich kräftig, U-förmig verdickt (Fig. 232, 9). Die Blätter von *A. fistulosum* zeigen an der Übergangsstelle von Scheide und Spreite einen deutlichen *Ligula*-artigen Rand (Fig. 228, 5). — An den Blättern von *A. cepa* fand Stebler[2]), daß das Maximum ihrer täglichen Wachstumsperiode mit dem der Lichtintensität zusammenfällt, was auf eine Beförderung der Kohlenstoff-Assimilation im hellen Lichte zurückzuführen ist. Wie bei den meisten Pflanzen orientalischen oder südlichen Ursprunges dürfte eben auch bei der Küchenzwiebel in unseren Gegenden ihr Beleuchtungsoptimum nur im hellsten Sonnenlicht erreicht werden und dessen Überschreitung nur selten stattfinden.

Die eigenartigen Schlauchgefäße von *A. cepa*, die Hanstein entdeckt hat, sind von Rendle[3]) näher untersucht worden. Sie ziehen sich von der Basis des Blattes durch dessen ganze Länge bis zur Spitze und sind von der Epidermis meist durch 2 Schichten von Parenchymzellen getrennt; es sind keine Zellfusionen, sondern sie werden als Zellzeilen von einzelnen gesonderten Zellen gebildet. Sie unterscheiden sich von den übrigen Parenchymzellen durch ihren größeren Zellkern und die starke Färbung, die ihr Inhalt bei Zusatz von Jod und Anilinfarben annimmt; an ihren Querwänden treten den Callusplatten ähnliche Bil-

[1]) E. Dudich, Die Künstler unter den Insekten. T. K., Budapest, Bd. 16, 1884. S. 458—466.

[2]) Jahrbücher f. wissensch. Botanik. Bd. 11, 1876. S. 47—123.

[3]) A. B. Rendle, On the vesicular vessels of the onion. Ann. of Botany, Bd. 3. 1889. S. 169—176.

dungen auf. Sie scheinen also Exkretionskanäle darzustellen, die früh durch Callusbildungen verschlossen werden, und enthalten ein gummöses Exkret. Ein Zusammenhang dieser Zellen mit den Gefäßbündeln oder dem Assimilationsgewebe war nicht nachzuweisen. — Traumatrope Umlagerung des Protoplasmas ist in den Epidermiszellen von *A. cepa* nach Tangl u. Nestler häufig.

Der Blütenstand ist in der Jugend von einer häutigen Hülle umgeben, die sich mit Klappen öffnet. Bei *A. fistulosum* sind es 2 breit-eiförmige Klappen, die mit ihrer stachelspitzigen Endigung etwa die Länge des ganzen Blütenstandes erreichen; bei *A. cepa* kommen bis zu 4 Klappen vor, die sich bald zurückschlagen und ziemlich kurz sind, und auch bei *A. ascalonicum* und *A. moschatum* sind sie kürzer als der Blütenstand; bei der letztgenannten Art sind die 2 Klappen eiförmig bis lanzettlich und gehen oft in eine Stachelspitze aus. Der Blütenstand der 3 ersten Arten, besonders der von *A. cepa* (Fig. 230, 1), ist groß und reichblütig, meist von kugeliger Gestalt. Doch finden sich auch bei *A. cepa* armblütige Formen (var. *pauciflorum* Don), häufiger sind solche dann meist halbkugelige Köpfe bei *A. fistulosum* und *A. ascalonicum*. *A. moschatum* (Fig. 232, 1), hat in seinem meist sehr lockeren Blütenstande nur selten eine große Zahl von Blüten. Bei *A. cepa* und *A. ascalonicum* finden sich öfter einzelne bis zahlreiche Zwiebeln im Blütenstande, besonders von *A. cepa* gibt es Formen, die auf diese Weise sehr ausgiebig vegetativ vermehrt werden können (var. *bulbiferum* Regel). Während bei gewissen Formen die Brutzwiebeln sich im Spätsommer ablösen, bleiben sie bei andern sitzen und wachsen auf der Pflanze aus, indem sie einige Laubblätter bilden. An solchen Formen werden meist nur wenige Blüten produziert, und der mit grünen Blättern besetzte Blütenstand stellt einen sehr eigenartigen Blattschopf dar (var. *proliferum* Moench).

Die Blüten sind meist lang gestielt, nur bei *A. fistulosum* haben die Stiele etwa die Länge der Blüte; bei *A. cepa* werden sie bis etwa 3 cm lang und werden vereinzelt am Grunde von Hochblättern begleitet. Die Perigonblätter von *A. fistulosum* (Fig. 228, 6) sind etwa 1 cm lang, eiförmig-lanzettlich, deutlich spitz oder zugespitzt, an den Rändern mehr oder weniger unregelmäßig gesägt; sie lassen das Licht durchscheinen, ihre weißlichgrüne Farbe ist daher etwas wässerig; die inneren sind etwas länger. Die von *A. cepa* (Fig. 230, 9) sind ähnlich, aber von länglicher Gestalt und stumpf, bei *A. ascalonicum* sind sie eiförmig-lanzettlich, spitz und von lebhafterer Farbe, meist rosa oder lila, oft mit derberem und dunklerem Mittelnerven, hie und da auch weißlich wie bei den vorhergehenden Arten. *A. moschatum* hat Perigonblätter, die nur 5—6 mm lang werden und sich in eine stumpfliche Spitze verschmälern; ihre Farbe ist rosa mit rotem Mittelstreif, beim Abblühen verbleichen sie.

Die Staubblätter sind mindestens eben so lang bis mehrmals länger als die Perigonblätter, ihre Filamente sind am Grunde verbreitert und bei *A. moschatum* und *A. fistulosum* (Fig. 228, 6) alle untereinander gleich und von lanzettlich-pfriemlicher Gestalt; bei *A. cepa* (Fig. 230, 10) und *A. ascalonicum* sind die inneren stärker verbreitert und jederseits mit einem Zahn versehen, der bei *A. cepa* in eine deutliche Spitze auszulaufen pflegt, bei einigen Formen (var. *cepiforme* Don) aber nur als Höcker ausgebildet ist. — Die reifenden Pollenkörner von *A. fistulosum* zeigen eine große und eine kleine Schwesterzelle, die sich später trennen (Strasburger); für dieselbe Art wurde die Entwicklung der Pollenkörner und die dabei stattfindende Chromosomenreduktion untersucht [1]). — (G.)

Blüteneinrichtung. *A. fistulosum* blüht im Juni bis August. Die hell gelblichgrünen Blüten sind mit einem etwa 10 mm langen Stiel versehen

[1]) C. Ischikawa, Studies of reproduktive cells. III. Journ. Coll. Sc. Tokyo Bd. 10, 1897, S. 193.

und bilden in großer Anzahl einen dichten kugeligen Blütenstand, in welchem sie eine aufrechte, schräge oder wagerechte Stellung einnehmen und ohne erkennbare Reihenfolge aufblühen. Sie sind anombrophob (**63**, S. 59), agamotropisch (**62**, S. 174) und sehr ausgeprägt protandrisch (Fig. 233). Die Perigonblätter sind grünlichweiß, die äußeren etwa 10 mm lang, die inneren ein wenig länger; sie schließen während der Anthese glockig zusammen, sodaß die Bestäubungsorgane nur an der Spitze der Blüte hervortreten. Die Filamente sind schmal, auch die inneren an ihrem Grunde nur wenig verbreitert; beim Beginn des Blühens strecken sich zuerst die 3 inneren auf fast 20 mm Länge und öffnen ihre Antheren, darauf folgen die 3 äußeren Staubblätter, während der Griffel, der anfangs ganz kurz und im Perigon verborgen ist, sich allmählich streckt. Er erreicht aber erst seine volle Länge und entwickelt seine Narbe, nachdem alle Staubblätter verwelkt sind. Dann befindet sich die Narbe genau in derselben Höhe über dem Perigon, die in jüngeren Blüten von den geöffneten An-

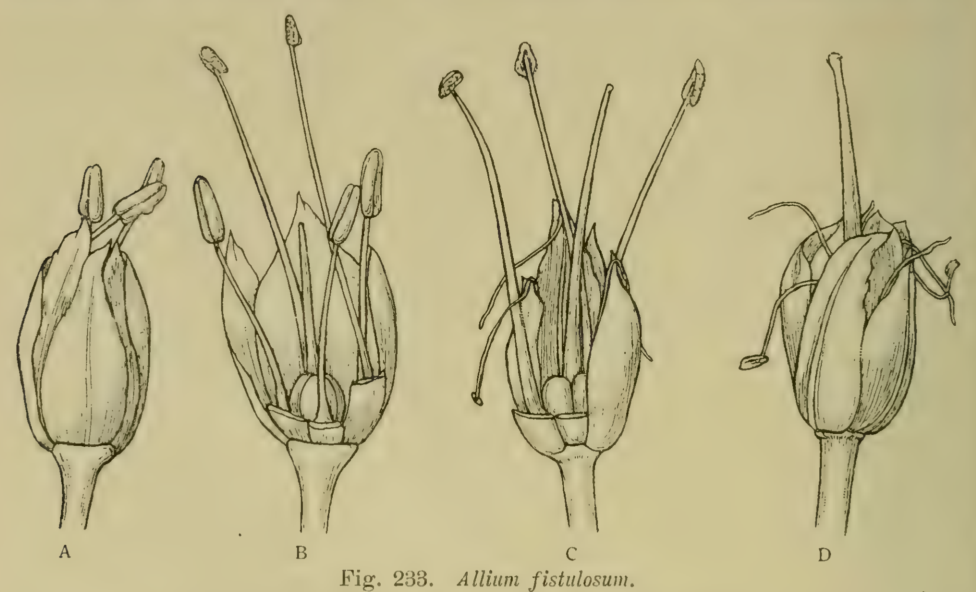


Fig. 233. *Allium fistulosum.*
Aufeinander folgende Stadien der Blütenentwicklung.
A Beginn des Aufblühens; B geöffnete Blüte nach Wegnahme von 2 Perigonblättern und 1 Staubblatt, die Antheren der inneren Staubblätter geöffnet. die der äußeren noch geschlossen; C ältere Blüte nach Wegnahme von 2 Perigonblättern, die 3 äußeren Staubblätter entwickelt, die 3 inneren abgeblüht, der Griffel herangewachsen; D alte Blüte im weiblichen Zustand, alle Staubblätter verwelkt. 3 : 1. (Orig. H. Astheimer)

theren eingenommen wurde, deshalb müssen die Honigbienen, welche die Blüten besuchen, indem sie an derselben Stelle ihres Körpers in Blüten verschiedenen Alters entweder mit dem Pollen oder mit Narben in Berührung kommen, zahlreiche Fremdbestäubungen vollziehen. Spontane Autogamie ist wohl ausgeschlossen, spontane Geitonogamie kann bei der dicht gedrängten Stellung der Blüten vielleicht gelegentlich stattfinden. Die Nektarabsonderung erfolgt (nach 164) wie bei *A. sphaerocephalum.* (**174**, K.)

Die Blütezeit von *A. cepa* fällt ebenfalls in die Monate Juni bis August. Der Blütenstand besteht aus sehr vielen grünlichweißen, lang gestielten Blüten, die ausgeprägt protandrisch sind. Ihre länglichen stumpfen Perigonblätter sind 4,5 mm lang, 2 mm breit, weiß mit grünem Mittelstreifen; wegen ihrer gerin-

gen Größe und der Länge des Blütenstieles finden sie Raum, sich bis auf einen Durchmesser von ca. 12 mm weit zu öffnen. Alle Staubfäden sind an ihrer Basis etwas verbreitert und hängen dort untereinander und mit dem Perigon zusammen; die inneren haben unten in der Regel 2 kurze aber deutliche Zähnchen und verdecken die drei flachen, grünlichen oder hellvioletten Stellen des im übrigen weißen Fruchtknotens, auf denen sich der wie bei den andern *Allium*-Arten von Septalnektarien [1]) ausgesonderte Nektar ansammelt, sodaß er trotz der radförmigen Ausbreitung des Perigones vor Regen geborgen ist. Nach dem Aufgehen der Blüte öffnen sich von den 6 mm langen Staubblättern, deren Filamente weiß und deren Antheren gelb gefärbt sind, zuerst die Antheren der inneren, später die der äußeren, indem sich gleichzeitig die zugehörigen Filamente gerade in die Höhe strecken. Bei Beginn des Stäubens der Antheren ist der weiße Griffel noch kaum 1 mm lang; er steht auf einem 2 mm hohen Fruchtknoten, erreicht seine volle Länge von ca. 5 mm erst nach dem Abblühen aller Staubbeutel und entwickelt nun seine Narbe. Deshalb kann in den Blüten keine spontane Selbstbestäubung stattfinden. Sie erhalten wegen der reichlichen Absonderung von Nektar, der infolge der weiten Ausbreitung der Blüten auch kurzrüsseligen Insekten zugänglich ist, von zahlreichen *Apiden*, *Vespiden* und einigen *Empiden* ausreichenden Besuch. Bei Regenwetter schließen sich die ca. 1,5 mm langen Antheren. (**174**, **142**, **92**, **102**, Loew Manuskr.)

Bei *A. ascalonicum* werden die Blüten, die übrigens nicht häufig zur Entwicklung kommen, im Juni und Juli hervorgebracht. Bei der im Hohenheimer Garten kultivierten Form, auf die sich die folgende Beschreibung der Blüteneinrichtung bezieht, hatten sie einen schwachen Duft und eine weiße Farbe. Ihr Perigon breitet sich sternförmig aus, seine Blätter sind eiförmig-lanzettlich, 3,5—4 mm lang, weiß mit einem grünen Mittelstreifen; der Durchmesser der geöffneten Blüte beträgt 8—10 mm. Sie ist ausgeprägt protandrisch: wenn sie sich geöffnet hat, so spreizen sich die 5—6 mm langen Staubblätter schräg nach außen, ihre grünlichgelben oder hellgrünen, auf weißen Filamenten befestigten Antheren bleiben anfänglich noch geschlossen, der auf einem 2 mm hohen weißlichen Fruchtknoten stehende Griffel (Fig. 231, 5) ist erst ca. 1 mm lang und besitzt noch keine Narbe; bald platzen nun zuerst die Antheren der drei inneren, am Grunde sehr verbreiterten und mit 2 Zähnen versehenen Staubbätter, wobei sie sich ringsum mit schmutziggelbem Pollen bedecken und zugleich ihre Filamente sich mehr in die Höhe richten. Auf sie folgen in derselben Weise die 3 äußeren Staubblätter, und zuletzt streckt sich der Griffel so weit, daß seine jetzt ausgebildete Narbe etwas höher als die Antheren zu stehen kommt. Da diese aber bereits verwelkt und von der Narbe entfernt sind, so kann spontane Selbstbestäubung kaum eintreten. Die Absonderung des Nektars erfolgt in der gewöhnlichen Weise. (K.)

Die Blüten von *A. moschatum* entwickeln sich im Juli bis September, stehen auf 6—35 mm langen Stielen aufrecht oder etwas schräg und haben eine rosenrote Farbe und einen moschusartigen Duft. Die Perigonblätter breiten sich trichterförmig auseinander, alle Staubfäden sind untereinander gleich lang, dünn, am Grunde nicht verbreitert. Die Blüteneinrichtung ist nicht näher untersucht. (K.)

Die Frucht (Fig. 230, 11, 12) ist bei den meisten Formen dieser Gruppe eine fast kugelige 3seitige Kapsel, die mit 3 Klappen aufspringt. Die Entwicklung des Embryosackes von *A. fistulosum*, in dem die beiden Embryosackkerne nach der Befruchtung miteinander verschmelzen (Strasburger), wurde von Fischer untersucht. Für *A. cepa* gibt Hunger [2]) das Vorkommen von Apogamie an, die

[1]) Nach P. Graßmann, Die Septaldrüsen. Flora, Bd. 67, 1884, S. 113 ff.

[2]) Hunger, Über einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie bei denselben. Diss. Rostock 1887.

Struktur der Kerne der Sexualzellen wurde von Zacharias[1]) festgestellt; er fand, daß die generativen Kerne der Pollenschläuche sich wie Spermatozoenkerne verhalten; die verdickten Zellwände im Nährgewebe der reifen Samen bestehen, ähnlich wie bei *A. porrum*, aus Reservestoffen, die bei der Keimung unregelmäßig angegriffen und aufgelöst werden[2]); die chemische Zusammensetzung dieser Reservezellulose und ein anderes in den Samen vorkommendes, links drehendes Kohlehydrat untersuchten nach Reiß'scher Methode Brown und Morris[3]). Die Keimlinge von *A. cepa* haben (nach 48), wie die von *A. angulosum* und verschiedenen andern *Liliaceen*, einen bulbösen Habitus und besitzen einen sehr verwickelten Gefäßbündelverlauf (Loew Manuskr.).

Die Keimung von *A. cepa* wurde schon von Sachs[4]), später u. a. von Klotz[5]) beschrieben. Der 5—6 mm lange, etwa 0,5 mm dicke Keimling hat ein 1 mm langes Würzelchen und der schneckenförmig gewundene Kotyledon nimmt den Hauptteil des Samens ein. Das Knöspchen liegt entweder an seiner konvexen oder konkaven Seite und enthält nur eine einzige, sehr wenig entwickelte Blattanlage. Am herangewachsenen Keimling waren die Epidermiszellen am Grunde des Kotyledons so lang oder sogar kürzer als lang, im oberen Teil dagegen bis 10mal länger als breit. Der Kotyledon bleibt zunächst mit seiner Spitze im Samen stecken, um dessen Nährgewebe auszusaugen, wird aber später durch das Wachstum seines unteren Teiles aus der Samenschale herausgezogen und ragt dann peitschenartig in die Luft, wobei sein schneckenförmiges Ende bald vertrocknet; er erreicht eine Länge von 15—30 cm. Das erste Laubblatt erscheint in etwa 3—4 cm Höhe des Kotyledons, wenn er fast ausgewachsen ist; es ist, wie dieser, fast stielrund und enthält 5 Gefäßbündel, von denen 3 der organischen Unterseite, 2 der Oberseite angehören; sie verzweigen sich und sind durch Quernerven verbunden. Später wird das Blatt abweichend vom Kotyledon infolge Zerreißung des Gewebes innen hohl und besteht nur aus 3—5 peripherischen Lagen von Chlorophyll führenden Parenchymzellen, um die Gefäßbündel erhält sich kleinzelliges farbloses Parenchym[6]).

Auch die Keimung von *A. fistulosum*, die ähnlich wie die von *A. cepa* und *A. porrum* verläuft, wurde durch Schlickum (163, S. 15—17) untersucht (Fig. 234). In charakteristischer Weise hat sich die Kotyledonarspreite in einen Sauger und einen Leiter differenziert: der erstere liegt gekrümmt im Endosperm und zeigt einen seiner Funktion entsprechenden anatomischen Bau. An seinem unteren Ende besitzt er eine dünne, aber deutlich nachweisbare Cuticula, während im übrigen eine solche ihm fehlt: bevor der Kotyledon ausgewachsen ist, stirbt der Sauger ab. Der Embryo enthält ebenso wie das hornartige Endosperm viel Proteïnstoffe und Öl aber keine Stärke. Schon im Kotyledon kommen die Schläuche mit milchigem Inhalt vor, seine Epidermiszellen zeigen an ihrer Außenwand eine ziemlich gleichmäßige Verdickung, am Knie des Leiters ist kein Parenchymkegel zu finden;

[1]) Beiträge zur Kenntnis der Zellkerne und Sexualzellen. Botan. Ztg. 1887. S. 366.

[2]) Th. Elfert, Über die Auflösungsweise der sekundären Zellmembranen der Samen bei der Keimung. 1894.

[3]) Brown und Morris, The Amylodextrin of W. Nägeli and its relation to soluble starch. Journ. chem. Soc. Bd. 55. 1889. Transact. Lond. 1889. S. 449—461.

[4]) J. Sachs, Über die Keimung des Samens von *Allium cepa*. Botan. Zeitung. Bd. 21, 1863. S. 57.

[5]) H. Klotz, Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Keimblätter. Diss. Halle 1892. S. 42.

[6]) Vgl. auch G. Chauveaud, Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur avec destruction des vaisseaux centripètes primitivs dans le cotyledon de l'oignon (Allium cepa). Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris. 1902, S. 52.

das Innere des Kotyledons wird von einem einzigen Gefäßbündel durchzogen, welches sich an dasjenige des Hypokotyls da ansetzt, wo der Übergang zur Achsenstruktur stattfindet. An der Keimpflanze ist das Hypokotyl wenigstens in den jungen Stadien sehr kurz, sein Gefäßbündel ist dem der Wurzel ähnlich, Epidermis und Hypoderma stimmen mit dem der Achse überein. Der Kotyledon und die Laubblätter nehmen $^1/_2$-Stellung ein und sehen an der Keimpflanze einander äußerlich sehr ähnlich, da sie eine lang-zylindrische Gestalt haben; während aber der erstere nur ein einziges Gefäßbündel besitzt, führen die Laubblätter eine größere Anzahl und sind zudem in der Mitte bis zu ihrer Spitze von einer Höhlung durchzogen. In den Blattscheiden verlaufen fünf Gefäßbündel, die miteinander anastomosieren; schon bei den ersten Laubblättern ist an den Epidermiszellen die Mitte der Außenwand stärker verdickt und tritt öfter als Längsleiste hervor, an den Scheiden sind solche Verdickungen weder bei den Laubblättern noch beim Kotyledon vorhanden.

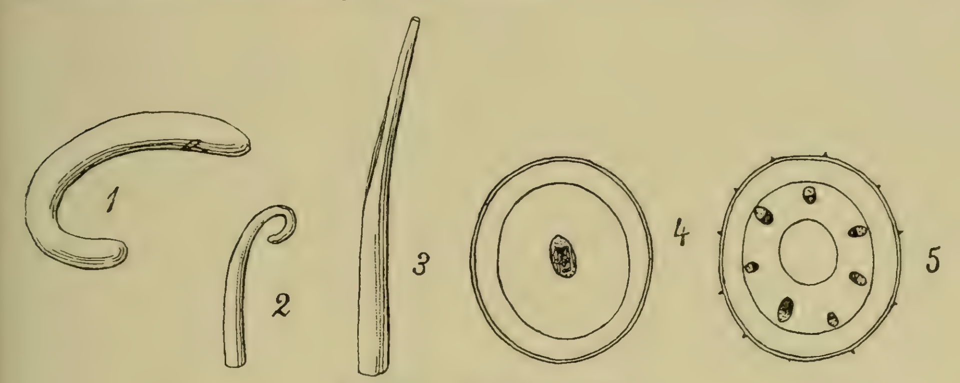


Fig. 234. *Allium fistulosum.*
1 Embryo, 10 : 1. 2 Sauger und oberer Leiterteil des Kotyledons, 4 : 1. 3 Scheide und unterer Leiterteil des Kotyledons, 2 : 1. 4 Schematischer Querschnitt durch den Leiter, 25 : 1. 5 Schematischer Querschnitt durch die erste Blattspreite, 25 : 1. (Nach Schlickum).

Bei der Keimung der Samen von *A. cepa* konnte Zaleski[1]) eine Zunahme der Eiweißstoffe nachweisen. — (G.)

4. Sektion. *Macrospatha* Don.

Diese wie die vorige zu der Gruppe *Haplostemon* gerechnete Sektion ist nebst der folgenden von *Schoenoprasum* durch die meist flachen Blätter verschieden; es kommen zwar ziemlich dicke röhrige Blätter auch vor, dann ist aber die Hülle des Blütenstandes so lang zugespitzt, daß sie geschnäbelt bis geschwänzt erscheint. Sie ist meist zweiklappig und bleibt erhalten, besonders die eine Klappe mit der verlängerten Spitze. Die Blätter sind unterseits gestreift und entweder linealisch flach oder ziemlich dick und innen hohl. Der Blütenstand ist oft locker, alle Staubblätter sind ungezähnt und eine Strecke weit mit den Perigonblättern verbunden.

44. Allium paniculatum L. Spirrenblütiger Lauch. 45. A. flavum L. Gelber L. 46. A. pulchellum Don. Hübscher L.

Die drei Arten sind miteinander so nahe verwandt, daß man sie zu einer Gesamtart *A. paniculatum* vereinigt hat (4, S. 138). Diese unterscheidet sich

[1]) W. Zaleski, Beiträge zur Kenntnis der Eiweißbildung in den Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 19, 1901. S. 331—339.

von den übrigen Arten der Sektion durch den gänzlichen Mangel von Zwiebeln im Blütenstande und die sehr ungleich langen Blütenstiele, von denen einige stark verlängert sind, sodaß mindestens einzelne Blüten nicken. In dem sehr veränderlichen Formenkreis des *A. paniculatum* L. sind die Staubblätter nur etwa so lang oder meist kürzer als die Perigonblätter, bei *A. flavum* und *A. pulchellum* ragen sie deutlich aus dem Perigon heraus; ersteres hat glatte Blätter und gelbe Blüten, letzteres rauhe Blätter und rötlich-violette Blüten.

Alle drei Arten lieben trockne und sonnige Standorte, wachsen zumeist auf steinigem Boden, in Felsspalten, zwischen Gerölle usw. und gehören stellenweise, wie z. B. *A. flavum*, zu den echten Steppenelementen und Bestandteilen der sog. Felsenheide; hie und da gehen einige Formen namentlich des *A. paniculatum* auch auf Kulturland über oder bevorzugen dieses sogar; die Rasse *pallens* ist im österreichischen Küstenlande auch als Ruderalpflanze beobachtet worden. *A. flavum* bevorzugt, wie auch vielfach die übrigen, Kalk und Trachyt; *A. pulchellum* kommt auch auf Bergwiesen vor.

In ihrer geographischen Verbreitung sind alle drei auf das südliche und südöstliche Gebiet beschränkt: sie kommen fast ausschließlich im Mittelmeergebiet und in dem der Pannonischen Flora vor. Ob der Typus des *A. paniculatum*, die Unterart *intermedium* DC., überhaupt die Grenzen unseres Gebietes erreicht, ist bei der Unsicherheit der Angaben aus Istrien u. a. ungewiß; verschiedene Rassen dieser Unterart kommen aber sicher bei uns vor, so *A. pallens* L., welches in Venetien, dem Küstenland und Istrien zerstreut wächst; diese auch in der Dauphiné und Provence unserem Gebiet sich nähernde Rasse ist sonst noch von der Iberischen Halbinsel über Italien und die Balkanhalbinsel bis nach Südrußland, Vorderasien und Nordafrika verbreitet, wächst auch auf den Kanarischen Inseln. Die Rasse *A. fuscum* (Waldst. u. Kit.) ist von der südistrischen Insel Lussin bekannt, außerhalb des Gebietes auf den Pyrenäen, in Italien, auf der Balkanhalbinsel, in Südungarn und Siebenbürgen, sowie in Kleinasien beobachtet. Auch die kritische Rasse *A. longispathum* (Red.) kommt bei uns nur in Istrien und auf dessen Inseln vor, wächst zwar in den Ungarischen Ländern nicht, sonst aber bis nach Sibirien und Nordafrika. Der Gesamtformenkreis der Unterart *A. intermedium* ist außer den angegebnen Ländern auch noch in weiteren Teilen Frankreichs, in Mittelrußland, in größeren Gebieten des gemäßigten Asien und auf Madeira heimisch. Die zweite Unterart *A. tenuiflorum* mit scharf-stachelspitzigen Perigonblättern wächst in Istrien und auf seinen Inseln und ist auch sonst von den drei Mittelmeerhalbinseln bekannt.

A. flavum hat sein Hauptverbreitungsgebiet in der Pannonischen Flora und reicht im Südosten am weitesten von den hierher gehörigen Arten in unser Gebiet hinein, während es im Südwesten in der Dauphiné und Provence nur in dessen Nähe kommt. Es ist noch in Südmähren und im Wiener Becken heimisch, die Angaben aus Tirol und Friaul sind dagegen unsicher oder irrtümlich. In den Gebirgen steigt die Art nach Murbeck kaum über 1000 m hinauf.

A. pulchellum folgt mehr dem Südrande des Gebietes; es ist in der Schweiz vom Jura, den Kantonen Tessin und Graubünden und vom Comersee bekannt, weiter aus Südtirol, Venetien, Krain, dem österreichischen Küstenland und Nordistrien. In Südtirol hat man es nach Graf Sarnthein (4, S. 145) bis zu einer Höhe von 1250 m beobachtet. Außerhalb unseres Gebietes ist die Art von den Pyrenäen und Südfrankreich über Italien und die Balkanhalbinsel bis zum Kaukasus, Kleinasien, Palästina und Nordafrika verbreitet.

Die Zwiebel von *A. paniculatum* ist eiförmig und außen von ziemlich derben weißlichen, zuletzt braunen bis schwärzlichen Häuten umgeben, deren äußerste schließlich eine unten sich loslösende und oben zerschlitzte Faserhülle bilden (Fig. 235, 1); die Länge einer von Loew (in Tirol) im August untersuchten

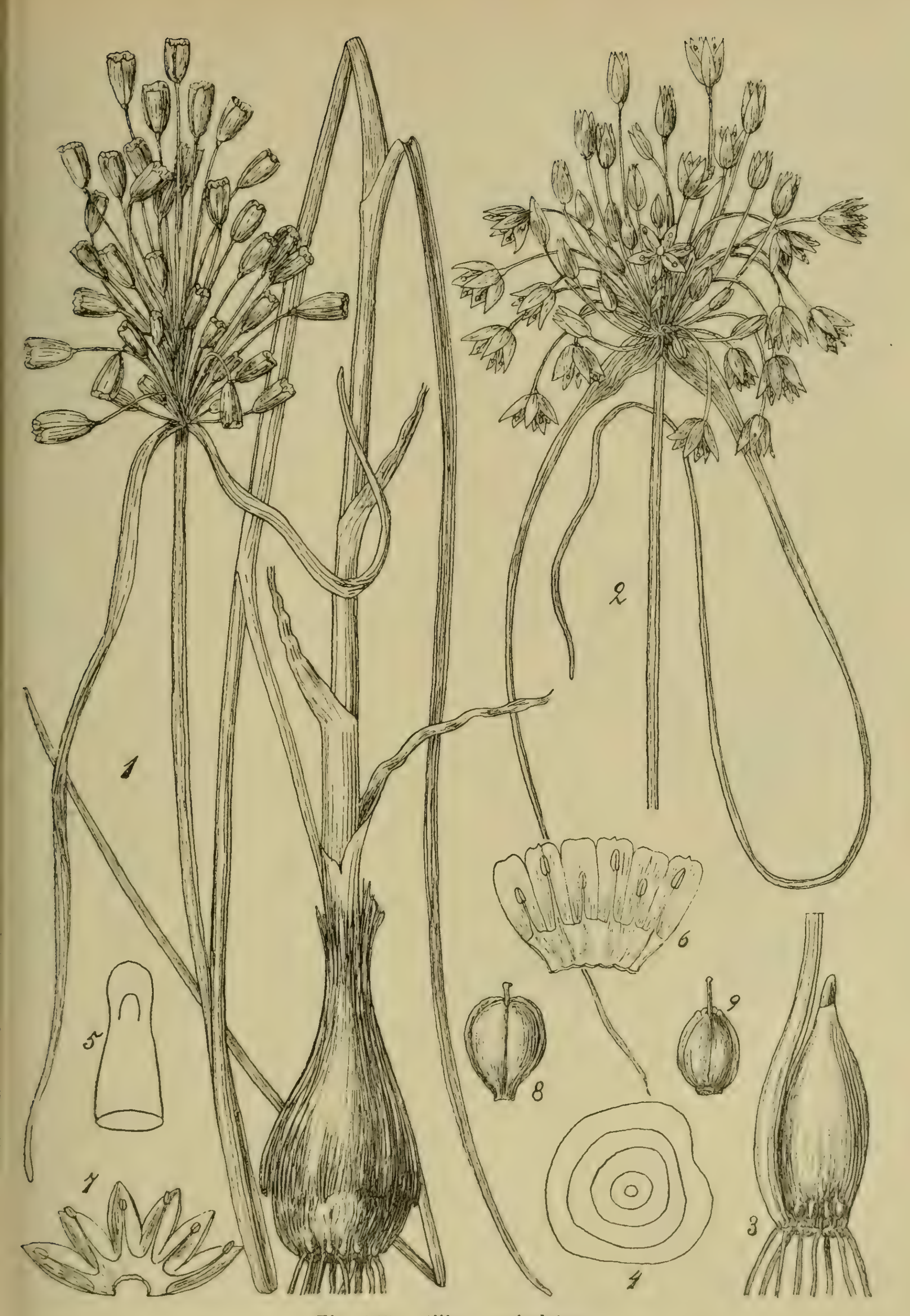


Fig. 235. *Allium paniculatum.*

1 Habitusbild einer häufigeren Form, 1 : 1. 2 Blütenstand einer anderen Form mit Klappen der Hülle, wie bei der Rasse longispathum, 1 : 1. 3 Verjüngungszwiebel neben dem Blütenstengel nach Entfernung der äusseren Zwiebelhüllen, 1 : 1. 4 Querschnitt durch die Verjungungszwiebel, etwas vergr. 5 Junges Zwiebelblatt mit Scheidenmündung, ca. 10 : 1. 6 und 7 Perigonblätter zweier extremen Formen, 3 : 1. 8 und 9 Zwei Fruchtformen, 2 : 1. (1 nach Reichenbach und Loew, 2, 6–9 nach Reichenbach, 3—5 Orig. Loew.)

Zwiebel betrug etwa 3 cm, ihre Dicke 1,8 cm. Die Wurzeln am Grunde bilden sich etwa zu 15—20, bleiben dünn und werden ca. 4 cm lang. Die diesjährige Verjüngungszwiebel (Fig. 235, 3 u. 4) steht neben dem Blütenstengel, also in der Achsel des obersten Blattes; sie zeigte an der dem Stengel zugewendeten Seite eine Längsfurche und war aus 3 fleischigen Hüllen gebildet. Die äußere Hülle ist besonders dick, trägt an der Spitze nur eine ganz kurze Spreite (Fig. 235, 3) und ist nach Loew sicherlich als Speicherblatt anzusehen; die übrigen Blätter lassen bereits eine kräftige Anlage einer Spreite erkennen (Fig. 235. 5). Innerhalb der Hüllen ist die Knospe für die nächstjährigen Blätter deutlich erkennbar angelegt. Die Vegetation der jungen Zwiebel beginnt schon sehr zeitig, denn Loew sah bereits Anfang August die neuen Wurzeln aus den scheidigen Häuten hervorbrechen; im Frühsommer entwickeln sich dann nacheinander etwa 5 Laubblätter, auf die wieder die Verjüngungszwiebel folgt. Von den Scheiden der Laubblätter werden die derben Hüllen der Zwiebel gebildet.

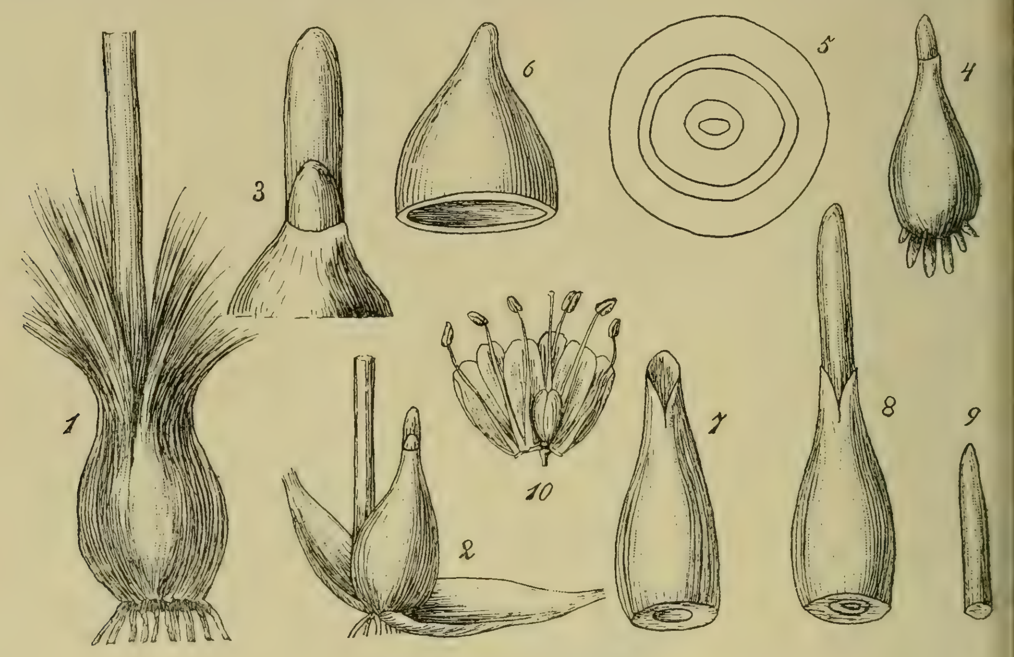


Fig. 236. *Allium pulchellum.*
1 Zwiebel, 1 : 1. 2 Herausgelöste Verjüngungszwiebel neben dem Blütenstengel, 1 : 1. 3 Spitze derselben mit den drei ersten Blättern, ca. 4 : 1. 4 Austreibende Zwiebel mit jungen Wurzeln ohne Hüllen, 1 : 1. 5 Querschnitt der Zwiebel 4, ca. 5 : 2. 6 Herausgelöstes Nährblatt, ca. 3 : 1. 7—9 Drittes, viertes und fünftes Blatt der Zwiebel, 5 : 1. 10 Blütenteile, 2 : 1. (1—9 Orig. Loew, 10 nach Reichenbach).

Bei *A. pulchellum* ist die Zwiebel meist ebenfalls eiförmig, aber gewöhnlich nur etwas über 2 cm lang und 1,3 cm dick; doch ist sie öfter auch stärker verlängert und wenig verdickt. Die braunen bis schwärzlichen äußeren Hüllen (Fig. 236, 1) lösen sich nach Loew zuletzt in einzelne Fasern auf, die aber kein Fasernetz bilden. Die Blattreste bleiben oft bis zu einer Länge von 4 cm als eigenartiger Schopf sitzen; um die Zwiebel bilden sie 4—5 Schichten brauner Faserhüllen, also eine echte „Tunica“, welche den Schutz der Zwiebel gegen Temperaturschwankungen an den trocknen Standorten der Pflanze übernimmt. Verstärkt wird dieser Schutz durch die weiter innen befindlichen Scheiden der

den Stengel umfassenden Blätter, die von weißer oder (die äußersten) von bräunlicher Farbe sind; Loew zählte ihrer 5. Derselbe fand bei der Untersuchung lebender Exemplare aus dem Kanton Waadt im Juli, daß die Verjüngungsknospe in normaler Weise in der Achsel des obersten Blattes neben dem Blütenstengel entsteht (Fig. 236, 2) und an der dem Stengel zugewendeten Seite eine Furche zeigt. Schon jetzt waren an ihr äußerlich 2—4 Blattanlagen deutlich sichtbar; das äußerste Blatt war eine spreitenlose Scheide, die sich durch ihre Dicke als Speicherblatt zu erkennen gab (Fig. 236, 3). Das nächstinnere Blatt besaß eine kurze aber deutliche Spreite, sein Scheidenteil war aber dünn und hautartig, nicht zu einem Speicherblatt verdickt. Das dritte Blatt war wieder ein dick angeschwollnes Speicherblatt mit kurzer Spitze an seiner Scheidenmündung (Fig. 236, 7), und aus dieser ragte als deutliches Laubblatt das 4. hervor. Das 5., gleichfalls ein Laubblatt, war 1 cm lang, 2 mm dick und noch in der Scheide des 4. eingeschlossen. Die jungen Wurzeln begannen bereits im Juli zu sprossen.

Auch *A. flavum*, das Loew im botanischen Garten zu Dahlem lebend untersuchte, hat echte Speicherblätter, die keine oder doch nur eine ganz verkürzte Spreite besitzen (Fig. 237, 1 u. 2); deutlich ausgebildet sind 2, die Spitze des inneren ragt ein wenig aus dem äußeren hervor, wenn man die äußeren braunen bis schwärzlichen, an der Spitze etwas zerfaserten Hüllen von der weißlichen bis bräunlichen Zwiebel entfernt. Das 3. Blatt ist ein scheidenförmiges, bis zu 7 cm langes Niederblatt mit einer etwa 1 cm langen, von 7 grünen Längsadern durchzogenen Spreite. Die ganze Zwiebel war 1,2—2 cm lang, 1—1,5 cm breit, ihre Wurzeln maßen etwa 5 cm. Die im Sommer sich entwickelnden Laubblätter haben ziemlich gleich dicke Scheiden, und diese machen jetzt, wo die Erschöpfung der alten Speicherzwiebel beginnt, einen Teil der Zwiebel aus. Den Verjüngungssproß fand Loew bereits an austreibenden Zwiebeln deutlich entwickelt. Zu der Zeit, wo erst das Niederblatt und ein Laubblatt zur Entwicklung gekommen, die übrigen Laubblätter aber noch sehr kurz waren (Fig. 237, 2), waren zwischen ihnen neben der Anlage des Blütenstengels die bereits kräftigen beiden Speicherblätter für die nächstjährige Zwiebel zu sehen (Fig. 237, 3). An einer blühenden Pflanze im Juli war die junge Zwiebel schon so weit herangewachsen, daß sie den bei weitem größten Teil der ganzen Zwiebel ausmachte. Außerhalb des Blütenstengels waren 3 Scheiden noch lebender Blätter vorhanden (Fig. 237, 4). Auf dem Querschnitt, der an der Luft schnell eine gelbe Färbung annahm, war im Innern des zweiten Speicherblattes der jungen Zwiebel ein ziemlich schmaler Spalt bemerkbar, der die Knospe für das nächste Jahr enthielt; herauspräpariert zeigte dieses innere Speicherblatt eine kleine ovale Scheidenmündung, aus der ein kleiner Höcker hervorsah. In den Speicherblättern ist ein Kreis von Gefäßbündeln, im äußeren etwa 16, im inneren etwa 13 einander mehr genäherte, vorhanden. Die Scheidenspalte des jungen inneren Speicherblattes (Fig. 237, 3) fand Loew vom Blütenstengel abgewendet und seine dem Blütenstengel zugewendete Rückenseite die Bauchseite zungenförmig überragend; der aus der Spalte hervorragende Höcker war das erste Blatt der jungen die Höhlung des Nährblattes ausfüllenden Knospe, an der noch ein Blatt sichtbar war. In einem späteren Entwicklungsstadium des Verjüngungssprosses fanden sich innerhalb der beiden jetzt stark erweiterten Speicherblätter noch die Anlagen von 4 Laubblättern, von denen 3 das innerste mit ihren Scheiden bereits konzentrisch umfaßt hatten. Zur Blütezeit war die nächstjährige Verjüngunszwiebel bereits 13 mm lang und 7 mm dick.

Der Stengel erreicht bei den einzelnen Formen sehr verschiedene Höhen: bei *A. paniculatum* wird er 20—60 cm hoch, hie und da, besonders in Gebüschen, noch erheblich höher; bei der Unterart *A. tenuiflorum* ist er sehr viel zierlicher und durchschnittlich auch niedriger. Meist ist er bei *A. paniculatum* stielrund

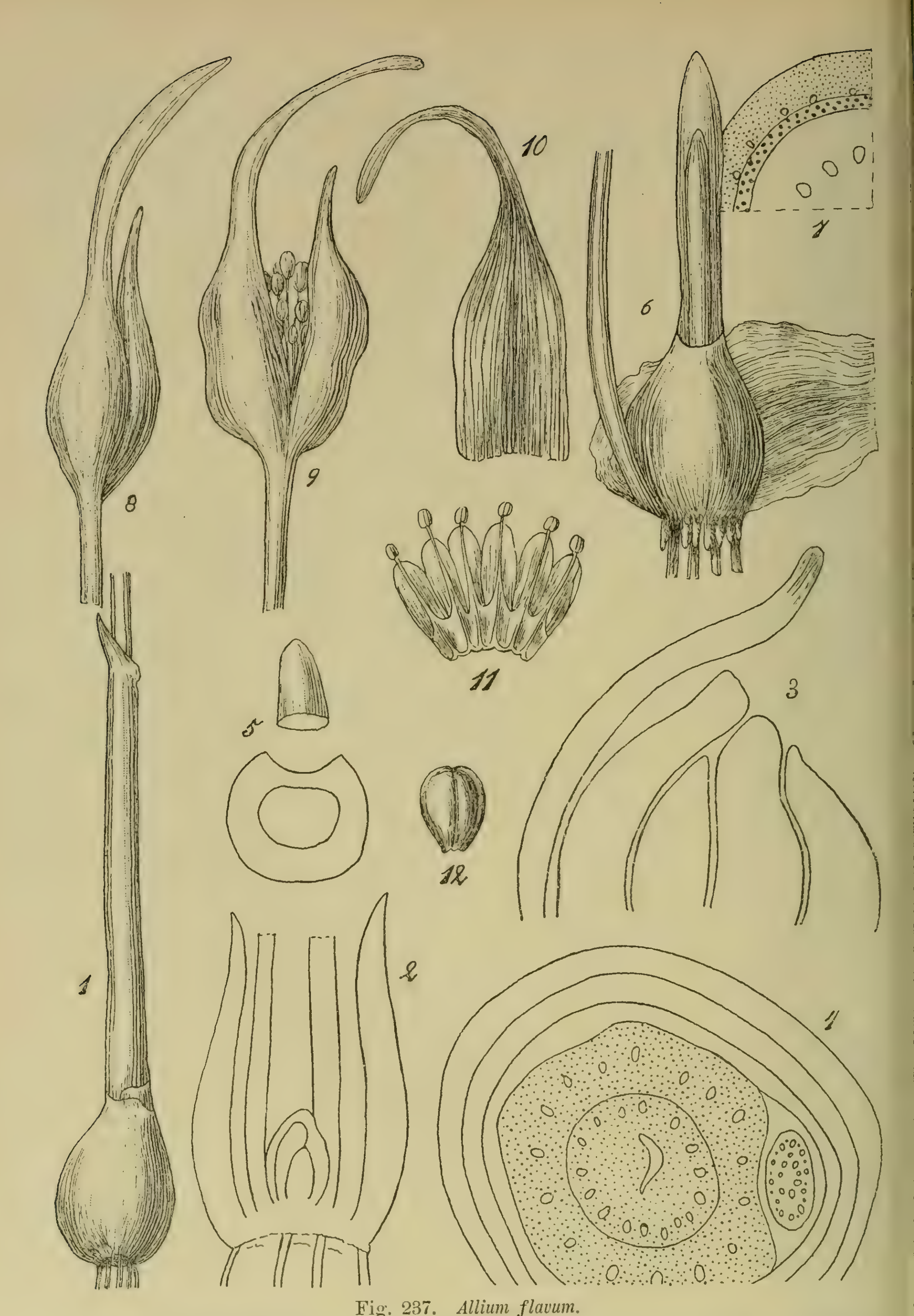


Fig. 237. *Allium flavum.*

1 Zwiebel mit unterem Scheidenblatt, 1:1. 2 Längsschnitt der Zwiebel mit den Anlagen der Verjüngungsknospe, ca. 5:1 3 Anlagen der Verjüngungsknospe neben dem jungen Blütenstengel, das äußerste Blatt die beiden andern ringförmig umfassend, ca. 15:1. 4 Querschnitt durch eine blühende Zwiebel, die Nährblätter punktiert, 5:1. 5 Junge Anlage der Verjüngungszwiebel, darüber der Kegel des künftigen Blütenstengels, stärker vergr. 6 Austreibende Zwiebel mit dem vorjährigen Blütenstengel nach Entfernung der toten Hüllen, 1:1. 7 Querschnitt durch den Stengel, ca. 20:1. 8, 9 Jüngere Stadien des Blütenstandes, 1:1 10 Äußere Klappe der Hülle, 1:1. 11 Perigon, ca. 3:1. 12 Frucht, etwas vergr. (1-10 Orig. Loew, 11 u. 12 nach Reichenbach.)

und äußerlich etwas längsgestreift. In seinem unteren Teil, bis zur Mitte oder seltener darüber hinaus, ist er von den Scheiden der Laubblätter bedeckt (Fig. 235, 1) und empfängt von diesen im wesentlichen seine mechanische Festigkeit. Diese ist namentlich während des Heranwachsens sehr gering, sodaß der Stengel sehr leicht vom Winde hin und her getrieben und gebogen wird; solche Biegungen gehen meist nicht wieder völlig verloren, sondern der im wesentlichen aufrechte Stengel bleibt oft verbogen oder geschlängelt. Besonders die dünnstengeligen Formen zeigen dies am auffallendsten, so z. B. die siebenbürgische var. *Fussii* Kern.; aber auch bei dickstengeligen kann es Regel sein, so bei der verbreiteten Rasse *pallens*. Der Stengel von *A. pulchellum* wird ebenfalls bis 60 cm, der von *A. flavum* aber nur 20–30 cm hoch; bei beiden Arten ist der unten, meist bis zur Mitte, von Blattscheiden umgebene Stengel an seinem Grunde nicht aufrecht, sondern bogig aufsteigend. An *A. flavum* (Fig. 237, 7) fand Loew im oberen Stengelteil den mechanischen Ring, wie er fast alle *Allium*-Arten auszeichnet, typisch ausgebildet; das grüne Assimilationsgewebe unter der Epidermis zeigt an seiner Innenseite einen Kranz von ca. 16 kleinen Gefäßbündeln, dem nach innen unmittelbar der mechanische Ring folgt; im Markgewebe findet sich ziemlich weit nach innen ein zweiter Kreis von etwa 10–11 größeren Gefäßbündeln.

Die Blätter sind entsprechend der großen Veränderlichkeit der Formenkreise recht verschieden in ihrer Gestalt. Bei *A. paniculatum* sind sie meist schmal-linealisch und dann halbstielrund und 2 mm breit, seltener flach und dann 3 mm und darüber breit; sie sind fast stets von derber Konsistenz und oberseits gefurcht. An einem fast 60 cm hohen kräftigen Exemplar des Typus, welches 5 entwickelte Blätter besaß, hatte (nach Loew) das unterste eine 8 cm lange Scheide und eine ziemlich kurze, bereits abgestorbene Spreite; die Scheide des 2. Blattes erhob sich 11,5 cm, die des 3. 16 cm, die des 4. 20 cm, die des 5. 27 cm über die Zwiebel; das letzte Blatt hatte eine Spreite von 26 cm Länge. Bei schlaffen und schlanken Formen werden die angegebenen Maße oft nicht erreicht, und auch beim Typus findet man nicht selten Blattbreiten von nur $^1/_2$ mm. Die Blätter der Rasse *fuscum* sind flach, unterseits gekielt und oberseits zunächst deutlich rinnig, später aber oft zusammengerollt; viele Schriftsteller betrachteten deswegen diese Rasse als eigne Art, aber jenes Merkmal erweist sich keineswegs als konstant oder der Rasse allein zukommend. Die nahe verwandte var. *Fussii* besitzt schmal-linealische Blätter mit feiner Rauhigkeit an den Rändern. Eine var. *podolicum* (Blocki) der Rasse *longispathum* zeichnet sich durch besonders schmale, fast borstliche Blätter aus, welche der Pflanze in dem sonst mit dicklichen Blättern versehenen Kreise von *longispathum* ein sehr auffälliges Aussehen verleihen. Auch die Unterart *A. tenuiflorum* hat schmal-linealische, an der Spitze stumpfliche Blätter, von denen die untersten meist halbstielrund, die oberen (mitunter auch alle) aber flach sind. Die schmalen Blätter von *A. flavum* sind halbstielrund, ganz glatt, oberseits schwach rinnig und erreichen höchstens die Länge des Blütenstengels. Die von *A. pulchellum* werden kaum über 1 mm breit, sind an den Rändern fein rauh und meist so lang oder länger als der Blütenstengel, den sie ziemlich weit umfassen; an einem von Loew gemessnen Exemplar war die unterste Blattscheide 8,5 cm lang, die Spreite bereits zerstört, am zweiten Blatt war die Scheide 16,5 cm, die Spreite 3 cm, am dritten Blatt die Scheide 22 cm, die Spreite 17 cm lang. Bei *A. flavum* war das unterste Blatt spreitenlos, seine etwa 7 cm lange Scheide oben etwas erweitert; die Scheide des nächsten Blattes war 4,5 cm länger und trug eine 7 cm lange Spreite.

Der Blütenstand ist bei den Arten dieser Gruppe von einer ziemlich derben, mehr oder weniger krautigen Hülle umgeben, die sich 2klappig öffnet. Bei *A. paniculatum* (Fig. 235, 1 u. 2) schwankt die Länge der Hülle von 3–30 cm; sie ist

in einen stielrunden Schnabel verschmälert, der länger bis vielmal so lang wie der ganze Blütenstand ist. Die Unterart *A. tenuiflorum* hat eine ziemlich starre Hülle, die meist nicht viel länger als der Blütenstand wird. Bei den meisten der verbreiteten Rassen ist sie schlaff und etwa $1^1/_2$ mal so lang wie der Blütenstand; bei der Rasse *fuscum* wird sie oft mehrmals länger als dieser, und bei der Rasse *longispathum* ist die zumeist ziemlich starre Hülle mindestens 3 mal, oft vielmals länger als der Blütenstand. Die Rasse *podolicum* besitzt meist sehr verlängerte, derbe oder sehr dünne borstliche, doch auch breite und schlaffe Hüllen. Bei *A. flavum* ist die eine Klappe der Hülle meist erheblich länger als die andre, aus breitem Grunde schmal-linealisch bis fast borstlich, bis mehrmals so lang als der Blütenstand. Diese größere Klappe, an der Loew 11 Längsnerven zählte, umfaßt anfangs mit ihrer bauchig aufgetriebnen Partie einen großen Teil des Blütenstandes (Fig. 237, 8—10), später nach der Entfaltung der Blüten faltet sich ebenso wie an der kleineren Klappe ihr dünnhäutiger Teil ein, sodaß die Klappen dann lanzettlich bis linealisch-lanzettlich aussehen. Auf dürren Hügeln, besonders im heißeren südöstlichen Europa, finden sich auch abweichende Formen mit verkürzten Hüllen, die kaum die Länge der Dolde erreichen. Bei *A. pulchellum* ist die eine Klappe ebenfalls sehr verlängert, nach der Entwicklung der Blüten schlägt sich die ganze Hülle zurück.



Fig. 238. *Allium pulchellum.*
Blütenstand, 1:1. (Orig. Photo Dr. W. Lang).

Bei *A. paniculatum* sind die zahlreichen bis sehr zahlreichen Blüten meist zu einer ziemlich lockern Dolde, seltner mehr büschelig zusammengestellt (Fig. 235, 1 und 2); die Lockerheit des Blütenstandes wird durch die sehr ungleiche Länge der Blütenstiele bedingt, die nach Loew in einem Falle von 8—50 mm in derselben Dolde schwankte. Bei der Rasse *pallens* sind die Blütenstiele durchschnittlich kürzer, ihre Längenunterschiede geringer, der ganze Blütenstand wird dichter. Besonders groß und dicht ist er bei der Rasse *longispathum*; bei der Unterart *A. tenuiflorum* treten neben der häufigeren reichblütigen auch armblütige, meist aber auch ziemlich dichte Blütenstände auf. Trotz ihrer großen Anzahl stehen die Blüten von

A. flavum ziemlich locker beisammen, weil die Blütenstiele, die durchschnittlich etwa 3mal so lang wie die Blüten sind, sehr dünn, fast fadenförmig und von ungleicher Länge sind. Armblütige Formen sind bei dieser Art nicht selten, so var. *Webbii* (Clementi) und var. *nebrodense* (Guss.). Im Durchschnitt am armblütigsten sind die Dolden von *A. pulchellum*, bei dem die sehr dünnen und ungleich langen Blütenstiele büschelig bis locker gestellt und die längsten mehrmals länger als die Blüten sind (Fig. 238).

An den Blüten zeigt das Perigon mancherlei Verschiedenheiten in Gestalt, Größe und Färbung. Bei den meisten Formen von *A. paniculatum* (Fig. 235, 6 und 7) sind die länglichen Perigonblätter stumpf oder abgestumpft, ja selbst gestutzt, seltener kurz stachelspitzig, nur bei der Unterart *A. tenuiflorum* haben die ziemlich großen und verhältnismäßig weit geöffneten Blüten länglich-linealische bis lanzettliche, allmählich in eine scharfe Stachelspitze übergehende Perigonblätter von rosaroter Farbe. Die ziemlich kleinen Blüten des typischen *A. paniculatum* sind lebhaft rosa-purpurn, vorn meist auffallend abgestutzt; die var. *parviflorum* (Bové) zeichnet sich durch nur 3—4 mm lange Blüten aus. Die Rasse *pallens* führt ihren Namen von der gelblichen bis weißlichen Farbe der Perigonblätter, die oft einen grünen Mittelstreifen zeigen und stumpf, fast stets mit aufgesetzter Stachelspitze, sind. Bei der Rasse *fuscum* haben sie eine purpurviolette, seltener eine weißliche Farbe und einen braunen Mittelstreif. Die Perigonblätter der Rasse *longispathum* werden bis 8 mm lang und sind stumpf mit oder ohne Stachelspitze, ihre Farbe ist rot bis rosa, selten weiß. Bei *A. flavum* sind die länglichen Perigonblätter (Fig. 237, 11) meist nur 4—5 mm lang, stumpf oder gestutzt, die äußeren gekielt und glänzend; ihre Farbe ist beim Typus gelb, bei var. *tauricum* Rchb. grünlich-gelb, bei var. *Webbii* lebhaft gelb. *A. pulchellum* hat fast stets lebhaft rötlich-violette bis fast rein rote Blüten mit 4—5 mm langen, länglich-elliptischen Perigonblättern (Fig. 236, 10); bei var. *ligusticum* sind sie heller bis weiß gefärbt und mit grünem Mittelstreifen versehen, bei var. *Valdensium* (Reut.) aus den südwestlichen Alpen rosa mit dunklerem Mittelstreif, breiter und länger, an der Spitze stumpf, auf dem Rücken gekielt.

Die Staubblätter von *A. paniculatum* sind nie länger als die Perigonblätter, pfriemlich, nur selten mit einem kurzen Zähnchen; die von *A. flavum* sind länger bis doppelt so lang als das Perigon, untereinander von ungleicher Länge, am Grunde nicht nur mit dem Perigon, sondern auch untereinander verbunden; ebenso verhält sich *A. pulchellum*.

Der Fruchtknoten von *A. paniculatum* ist meist von verkehrt-eiförmiger Gestalt und gegen den Grund deutlich verschmälert; bei *A. flavum* und *A. pulchellum* ist er dicker und rundlich-verkehrt-eiförmig. — (G.).

Blüteneinrichtung. Für die verschiedenen im Gebiet vorkommenden Formen von *A. paniculatum* werden in den floristischen Werken verschiedne Blütezeiten angegeben: für var. *pallens* der Juni und Juli, für var. *fuscum* der Juli, für var. *longispathum* der Juni und Juli. Die 5—8 mm langen Perigonblätter öffnen sich nur glockig und lassen die Staubblätter zwischen sich nicht hervortreten. Die Bestäubungseinrichtung der Blüten, die zuerst eine hängende oder nickende, später eine aufrechte Stellung einnehmen, ist nicht näher bekannt.

Die im Juli und August zur Entwicklung kommenden Blüten von *A. flavum* stehen auf sehr dünnen, anfangs kurzen, später sich verlängernden Stielen in meist nicht großer Anzahl beisammen, hängen sich während des Blühens nach unten und richten sich (nach **113**, S. 37) nach dem Verblühen steif auf. Das Perigon öffnet sich nur glockig und läßt die Staubblätter, von denen die inneren etwas länger sind als die äußeren, weit aus sich hervortreten. Im übrigen ist die Einrichtung der Blüten, welche Hansgirg (**62**, S. 83 und 100) als pseudoephemer bezeichnet und von denen er angibt, daß sie sich am 2. Tage nach dem

Aufblühen oder später wieder schließen und gamo- und karpotropische Krümmungen nach dem *Primula*-Typus ausführen, nicht näher untersucht.

Die Blütezeit von *A. pulchellum* fällt in den Juli und August. Die lang gestielten Blüten hängen in dem lockern Blütenstand als Knospen und während der Anthese bogig nach unten (Fig. 238), richten sich aber beim Verblühen steif nach oben. Die dünnen Blütenstiele haben dieselbe rosen- oder pfirsichblütrote Farbe wie die Blüten und erhöhen deshalb die Augenfälligkeit des Blütenstandes sehr erheblich. Das Perigon öffnet sich glockig so weit, daß der Durchmesser des Blüteneinganges etwa 5 mm beträgt, die pfriemenförmigen Staubblätter sind rot gefärbt, der auf einem 3 mm hohen Fruchtknoten stehende Griffel ebenfalls. Die Blüten sind protandrisch (Fig. 239). Im ersten Stadium befindet sich das Griffelende etwa in der Höhe des Blüteneinganges und besitzt noch keine Narbe; zuerst strecken sich die Filamente der 3 inneren, dann auch die der äußeren Staubblätter gerade aus, sodaß ihre roten Antheren etwa 3—5 mm außerhalb des Blüteneinganges stehen, wenn sie sich öffnen. Noch bevor alle Antheren verstäubt haben, wächst der Griffel, zugleich seine helle Narbe ent-

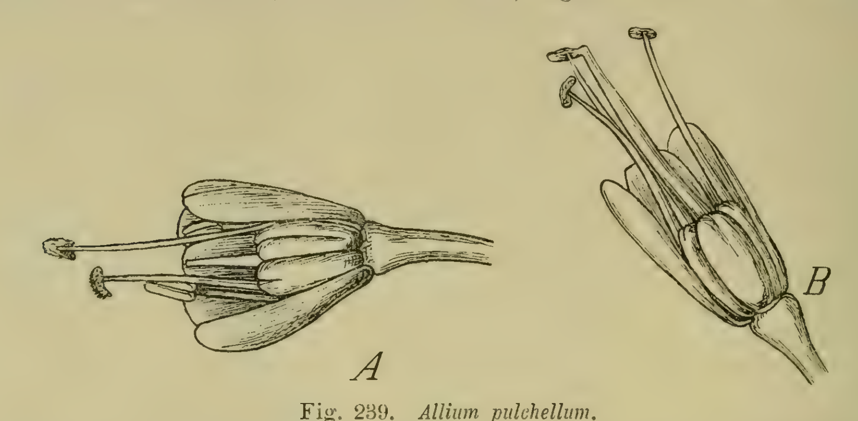


Fig. 239. *Allium pulchellum.*
A jüngere, B ältere Blüte, beide in natürlicher Stellung und nach Wegnahme der vorderen Perigonblätter, 4:1. (Orig. H. Astheimer).

wickelnd, ca. 5 mm weit aus der Blüte hervor, und da er sich zwischen den einander genäherten Antheren hindurch streckt, so kann, wenn diese jetzt noch Pollen enthalten, spontane Autogamie am Ende des Blühens eintreten. (Südtirol: Caprile August 1891 und Torbole August 1896). — (K.)

Die Frucht der Formen von *A. paniculatum* wechselt erheblich in ihrer Größe, sogar innerhalb desselben Blütenstandes; sie ist meist verkehrt-eiförmig, bei der Unterart *A. tenuiflorum* jedoch fast ganz kugelig. Die Kapseln der beiden andern Arten sind bei eiförmigem oder breit-eiförmigem Umriß ausgeprägt 3 seitig, bei der Rasse *Valdensium* bis 5 mm lang und durch eine Vertiefung an der Spitze etwas verkehrt-herzförmig.

Für die nahe Verwandtschaft der in vielen morphologischen Merkmalen von einander stark abweichenden Arten *A. flavum* und *A. pulchellum* spricht ein allerdings bisher nur in Bulgarien beobachteter Bastard zwischen beiden [1]. — (G.).

47. Allium oleraceum L. Gemüse-Lauch. 48. A. carinatum L. Gekielter L. 49. A. globosum Red. Kugeliger L. 50. A. kermesinum Rchb. Karminroter L.

Die beiden zuerst genannten Arten, die auch zu einer Gesamtart *A. oleraceum* (4. S. 147) vereinigt und oft miteinander verwechselt werden, sind durch das

[1]) J. Velenovský, Flora Bulgarica. Suppl.-Bd. 1. S. 277.

Vorhandensein von Zwiebelchen im Blütenstande ausgezeichnet, die beiden letzten durch gleichmäßig kugelige Dolden, weil ihre ungefähr gleich langen Blütenstiele nach allen Richtungen abstehen, die Blüten aber nicht nicken. Ein leicht sichtbarer Unterschied zwischen *A. oleraceum* und *A. carinatum* liegt darin, daß bei ersterer Art die Staubblätter etwa so lang, bei der letzteren länger bis doppelt so lang als das Perigon sind. *A. globosum* hat rosafarbene oder weiße Blüten und stielrunde, fast fadenförmige Blätter, *A. kermesinum* lebhaft rötlich-violette Blüten und flache Blätter.

A. oleraceum findet sich besonders häufig am Rande von Laubwäldern, namentlich Eichenwaldungen, wo seine schlanken Stengel oft durch die niedrigen Randgebüsche sich durchdrängen und die Pflanze auch nicht selten die Wegränder begleitet; an grasigen Abhängen wächst sie ferner nicht selten truppweise, ganz ähnlich wie *A. vineale*. Innerhalb der Wälder kommt die Art häufiger nur an lichteren Stellen vor, deshalb beschränkt sich ihr Massenauftreten eigentlich auf Kieferwälder. Auch als Ackerunkraut findet sie sich nicht allzu selten, besonders unter Getreide, wo sie sich durch ihre Brutzwiebeln ausgiebig vermehren kann; schon unter Roggen, der aus der Schwedenzeit stammte und auch noch Früchte von *Ranunculus arvensis*, *Galium*, Wicken und *Bromus secalinus* enthielt, konnte Wittmack solche Zwiebelchen sehr zahlreich nachweisen. Ganz ähnlich sind die Standorte von *A. carinatum*, welches indessen sehr viel häufiger an felsigen Plätzen, in den Gebirgen des südlichen Gebietes nicht selten gesellig an buschigen Abhängen und auf den Rändern schmaler Felsvorsprünge wächst. Noch ausgeprägtere Felsbewohner sind *A. globosum* und *A. kermesinum*, die fast ausschließlich auf Kalk einzeln oder gesellig in Felsspalten oder noch lieber im kahlen Geröll leben, in dem die Zwiebeln gegen die sommerliche Trockenheit, wie sie im südöstlichen Gebiet herrscht, gut geschützt sind.

Das größte Wohngebiet unter den besprochenen Arten hat *A. oleraceum*, welches in ungleicher Dichte über das ganze Gebiet verbreitet ist; während es im Süden und Südosten zu den häufigeren Arten gehört, fehlt es auf weiten Strecken wieder ganz und meidet z. B. alle echten Heidegelände, in denen es höchstens akzessorisch auftritt; es fehlt in Nordwestdeutschland westlich der Linie Bremen-Verden-Nienburg (73, S. 44 und 161), ebenso auf den Nordseeinseln. In den Gebirgen ist *A. oleraceum* in Tirol zwar nur bis zu 1200 m, im Wallis aber bis zu 2200 m beobachtet worden. Auch außerhalb des Gebietes ist die Art weit verbreitet, im nördlichen Europa fehlt sie nur in Nordrußland, im Süden ist sie in Spanien und auf der Balkanhalbinsel nur in den nördlichen Teilen noch heimisch; außerhalb Europas wächst sie nur noch in Sibirien. Dagegen zeigt *A. carinatum* eine ausgesprochen südlichere Verbreitung; bei uns findet es sich vorzugsweise in den Alpen und deren Vorland, weiter nach Norden wird es sehr viel seltener und die Grenze seines zusammenhängenden Verbreitungsbezirkes verläuft bereits durch Nieder- und Oberösterreich und Mittelfranken. Davon losgelöst sind einige als ursprünglich angesehene Standorte, so in der Grafschaft Glatz und im Vesdre-Tal in Belgien. Selbst in der norddeutschen Ebene ist diese Art hier und da eingeschleppt worden, meistens zwar bald wieder verschwunden, an einigen günstigen Stellen aber, sogar noch auf Rügen, erhalten geblieben. Außerhalb des Gebietes wächst *A. carinatum* noch in Südschweden, Dänemark und auf den Britischen Inseln, westlich in einem großen Teile von Frankreich, südlich auf den drei Mittelmeerhalbinseln, auf der Balkanhalbinsel allerdings nur in deren nördlichem Teile, im Osten erreicht es seine Grenze in Mittelrußland, der Bukowina, den Galizischen Karpaten und Nordwestungarn; außerhalb Europas kommt es nicht vor. Die Verbreitungsgebiete von *A. globosum* und *A. kermesinum* liegen im Südosten: das der ersteren Art erstreckt sich fast über die ganze Balkanhalbinsel und dringt in unser Gebiet nur auf dem Berge

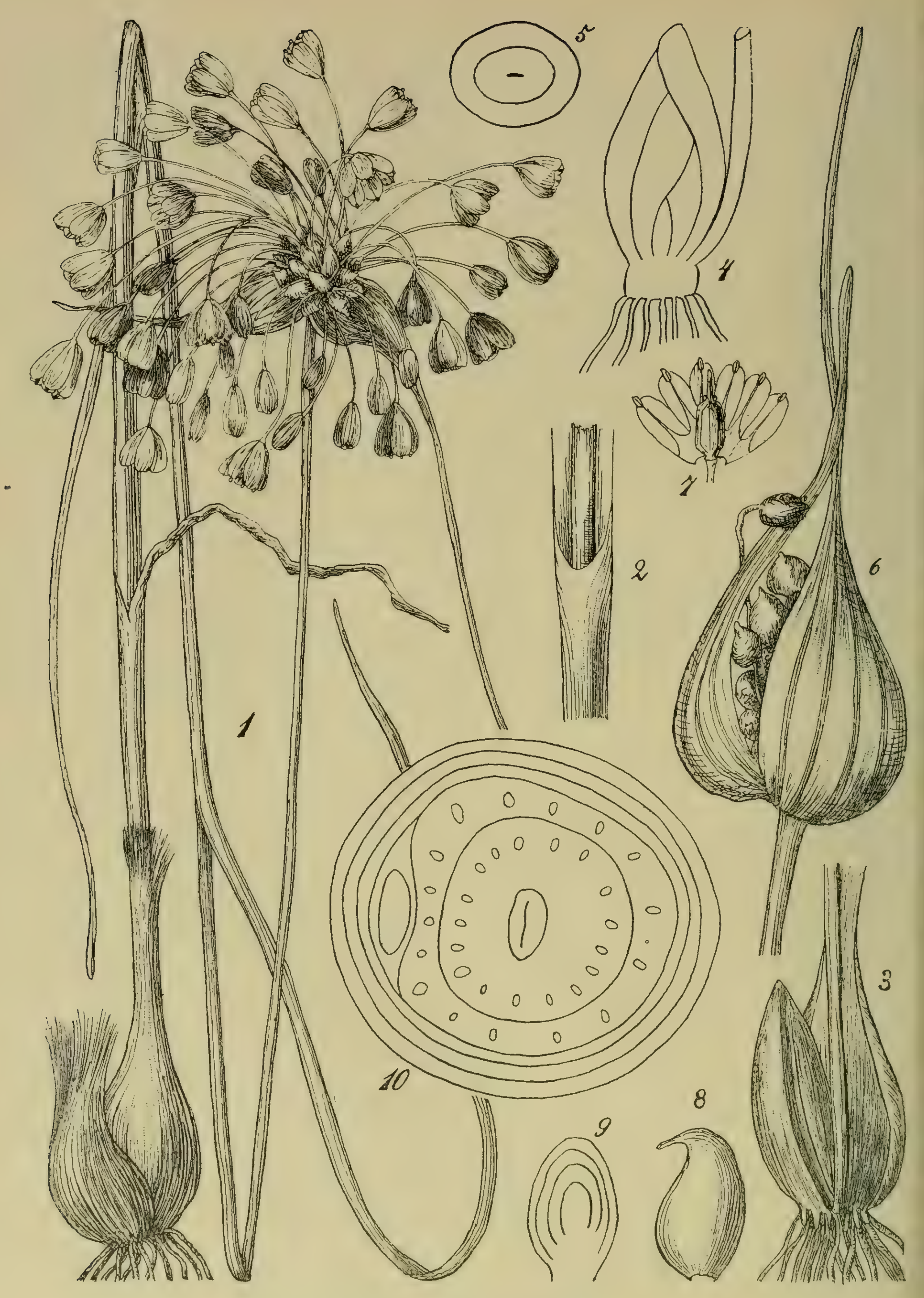


Fig. 240. *Allium oleraceum.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Scheidenmündung eines Blattes, 2 : 1. 3 Geöffnete blühende Zwiebel, zeigt die Furche der Verjüngungszwiebel, in der der Blütenstengel lag, etwas vergr. 4 Längsschnitt einer Verjüngungszwiebel vor der Blüte, 2 : 1. 5 Querschnitt derselben etwas unter der Mitte, 2 : 1. 6 Eben sich öffnender Blütenstand, etwas vergr. 7 Geöffnete Blüte, 2 : 1. 8 Zwiebel aus dem Blütenstand, 4 : 1. 9 Längsschnitt durch dieselbe senkrecht zur Bildfläche von 8, 4 : 1. 10 Querschnitt durch die blühende Zwiebel, 3 : 1. (1 z. T. nach Reichenbach, z. T. Orig. Loew. 4, 5 nach Irmisch, 7 nach Reichenbach, das übrige Orig. Loew).

Cebulovca in Krain und auf dem Karste des österreichischen Küstenlandes; in den südlichen Karpaten findet es sich in einer abweichenden Rasse *xanthicum* (Griseb. und Sch.), die durch Südrußland zum Kaukasus, nach Sibirien und zur Dsungarei vordringt. *A. kermesinum* beschränkt sich auf zerstreute Standorte in Ober-Krain und greift am Fuße der Ojstrica nach Südsteiermark über, wo es zwischen 1700 und 2200 m vorkommt (4, S. 152).

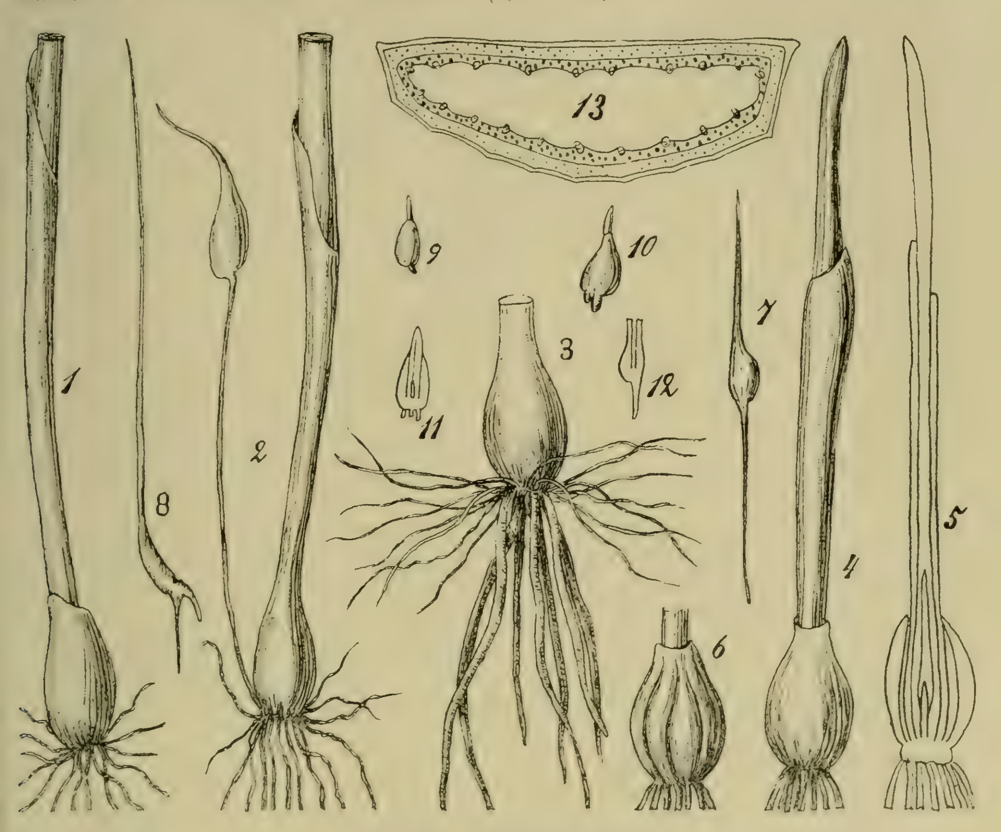


Fig. 241. *Allium oleraceum.*
1 Blühende Zwiebel nach Entfernung der Hüllen, 1 : 1. 2 Ebensolche mit einer langgestielten Vermehrungszwiebel, 1 : 1. 3 Zwiebel mit senkrechten Zugwurzeln, 1 : 1. 4 Eben austreibende Zwiebel, 1 : 1. 5 Dieselbe im Längsschnitt, 1 : 1. 6 Zwiebel in einem späteren Zustand, zeigt das durch Aussaugung geschrumpfte Nährblatt, 1 : 1. 7 Langgestielte Vermehrungszwiebel, 1 : 1. 8 Ebensolche austreibend, 1 : 1. 9, 10 Zwiebeln des Blütenstandes, austreibend, 1 : 1. 11 Eine solche im Längsschnitt, 1 : 1. 12 Längsschnitt durch die Vermehrungsknospe 7, 1 : 1. 13 Blattquerschnitt, 15 : 1. (1—3, 13 nach Raunkiär, das übrige nach Irmisch.)

Die Zwiebel von *A. oleraceum* (87, S. 11; **154**, S. 150; Loew Manuskr.) besteht im ruhenden Zustand, wenn sie bald nach der Fruchtreife nach dem Absterben des ganzen Krautkörpers frei wird, aus 2, seltener 3 äußeren fleischigen Niederblättern, die als Nähr- bezw. Speicherblätter nur scheidenartig ausgebildet sind. Das innerste von ihnen schließt die junge Knospe ein, deren Blätter noch ganz unentwickelt sind. In diesem Zustande bleibt die Zwiebel bis zum Herbst; um diese Zeit bemerkt man als erste Lebensäußerung, daß junge Wurzeln den Grund der Zwiebel durchbrechen, und auch das Innere beginnt sich zu regen.

indem die Blattanlagen der Knospe sich verlängern und als erstes unter ihnen auf das innere Nährblatt folgend ein scheidenförmiges rings geschlossenes Niederblatt sich entwickelt, welches schließlich dünnhäutig wird und sich bis auf die 3—4-fache Länge der Nährblätter streckt (Fig. 241, 4 u. 5). Schon zu dieser Zeit beginnt deren Aussaugung, sie fangen an zu schrumpfen, und man kann an ihnen deshalb zunächst den Verlauf der Gefäßbündel in Gestalt von Streifen bemerken (Fig. 241, 6). Während des Winters und Frühlings folgen auf das scheidige Niederblatt 3—5 Laubblätter, die lange geschlossene Scheiden von saftiger Beschaffenheit an ihrem Grunde besitzen. Aus der innersten Scheide wird im Laufe des Sommers der lange blütentragende Stengel hervorgeschoben. Zur Blütezeit (Fig. 240, 3 u. 10), sind die Speicherblätter ganz von Reservestoffen entleert, abgestorben und zusammengefallen oder gar schon ganz aufgelöst; ebenso sind das auf sie folgende Niederblatt und die unteren Laubblätter tot. Der Rest bleibt bis zur Fruchtreife grün. Während des Heranwachsens des Blütenstengels beginnt in der Achsel des obersten Laubblattes die Ausbildung des Verjüngungszwiebel indem zunächst die 2 (bezw. 3) Nährblätter angelegt werden und sich kräftigen. Nebenzwiebeln finden sich bei dieser Art im ganzen seltener als z. B. bei dem ähnlichen *A. vineale;* doch ist in der Regel in der Achsel des dünnhäutigen Scheidenblattes eine langgestielte Nebenzwiebel vorhanden (Fig. 241, 2). Ihr äußerstes Blatt trägt eine ziemlich lange grüne Spreite, was bei Nebenzwiebeln von *A. vineale* und *A. rotundum* nicht der Fall ist, außerdem wird bald ein zweites noch längeres Laubblatt getrieben und gleichzeitig entstehen am Grunde der Zwiebel Wurzeln. Bei der bald erfolgenden Auflösung der Nährblätter der Hauptzwiebel und des scheidenförmigen Niederblattes wird die Nebenzwiebel vorzeitig frei (87, S. 12). Bisweilen bilden sich auch einzelne Vermehrungszwiebeln in den übrigen Blattachseln aus, die den eben beschriebenen ähnlich sind. Die Länge der Stiele (Fig. 240, 2 u. 7), sowohl der regelmäßig auftretenden wie der nur hie und da erscheinenden Nebenzwiebeln entspricht der Tiefe, in der die Hauptzwiebel im Boden liegt; denn die Stiele strecken sich bis in die Nähe der Bodenoberfläche, sodaß die Nebenzwiebeln ihr erstes Blatt sofort ans Licht bringen können (**154**, S. 151). Die Zwiebel wird also durch Auflösung der Blätter der Mutterzwiebel in dem Zustande selbständig, daß sie sofort weiter wachsen und assimilieren kann. Erst später gelangen die Zwiebeln allmählich tiefer in den Boden, entweder dadurch, daß sie von oben mit abgefallenem Laube oder abgestorbenen Kräutern bedeckt werden, oder indem sie ihre Verjüngungszwiebeln in ähnlicher Weise, wie es bei *Tulipa*, *Galanthus* und auch bei *Gagea* (vgl. S. 345 f. und Fig. 190) beobachtet ist, dadurch in den Boden versenken, daß diese erst abwärts wachsen und sich dann wieder aufwärts richten, also pfeifenkopfförmig werden: Devaux (37) beschrieb diese Gebilde, die nach ihm je nach der Bodenfeuchtigkeit mehr oder weniger tief in den Boden eindringen.

Der Aufbau der Zwiebeln der übrigen Arten ist weniger genau bekannt, doch schließt er sich bei *A. carinatum* völlig dem von *A. oleraceum* an; nur sind die Zwiebelhäute oft dunkler gefärbt und zerfasern der Länge nach, während die von *A. oleraceum* meist nur wenig zerspalten. Die Zwiebel von *A. globosum* ist länglich oder mitunter fast zylindrisch; meist sitzen ihrer mehrere gedrängt auf einer kurzen schiefen Grundachse, weil die Nebenzwiebeln sich in einer viel reichlicheren Weise als bei den vorhergehenden Arten ausbilden. Sie entstehen nach Art der Hauptzwiebel ungestielt in der Achsel der andern Blätter. Die Zwiebelhäute sind anfangs weißlich, zuletzt braun, matt glänzend; sie bleiben ungeteilt oder zerfasern oberwärts. An Exemplaren vom Monte Spaccato bei Triest fand Loew (Manuskr.), daß die äußeren braunen Scheiden der vorjährigen Blätter 11—13 Nerven erkennen ließen, ein Fasernetz war nicht ausgebildet; die Länge der Scheiden betrug etwa 7 cm, fast eben so lang war die

ca. 1 cm dicke Zwiebel, ihre Wurzelfasern, nur etwa 5, waren ca. 4,5 cm lang. Der Sproß beginnt mit 3 Blättern ohne oder mit sehr kurzen Spreiten, die oberste Scheide ist etwa 10 cm lang. Die Verjüngungsknospe steht normal in der Achsel des obersten Laubblattes, ist sehr schlank, bei etwa 17 mm Länge nur 3 mm dick, und besteht nur aus Laubblattanlagen, ohne daß irgend welche Speicherblätter ausgebildet werden. Wegen des Mangels an Speicherblättern stellt die Zwiebel, wie die von *A. schoenoprasum* u. a., eine echte Laubblattzwiebel dar. Die meist erheblich kleinere Zwiebel von *A. kermesinum* hat braune Häute, die sich vom Grunde an und auch oberwärts in zahlreiche Fasern zerspalten.

Die Wurzeln von *A. oleraceum* sind in der Regel sämtlich dünn und strahlen nach verschiedenen Richtungen aus. An einzelnen Stellen eines grasbedeckten Hügels mit freistehenden Bäumen fand Raunkiär (**154**, S. 152) aber eine große Menge von Zwiebeln, die außer den gewöhnlichen dünnen Wurzeln zugleich einige oder wenige etwa doppelt so dicke besaßen, die senkrecht abwärts wuchsen und als echte Saftwurzeln anzusprechen sind (Fig. 241, 3).

Der Stengel von *A. oleraceum* wird meist 30—60 cm hoch, doch sind Exemplare von 1 m Höhe keine Seltenheit; meist ist er steif aufrecht, außen, besonders im trockenen Zustand, gestreift, in seinem unteren Teile von Blattscheiden eingehüllt, oben auf mehr als seiner Hälfte frei davon. *A. carinatum* verhält sich sehr ähnlich, ist aber meistens niedriger. Der aufrechte oder aufsteigende Stengel von *A. globosum* wird nur 20—30 cm hoch und ist in seinem unteren Drittel von Blattscheiden umgeben; der meist nicht über 25 cm hohe von *A. kermesinum* ist gar nicht von Blattscheiden bedeckt. Im anatomischen Bau schließen sich die Stengel den früher besprochenen Arten an.

Die Blätter werden bei *A. oleraceum* kaum 3 mm breit, sind in der Regel halbstielrund, öfter aber auch mehr oder weniger flach (var. *complanatum* Fries, 4 mm breit) und wenigstens auf der Oberseite abgeflacht. Sie sind glatt (var. *laeve* A. u. G.), oder von feinen Häkchen oder Zähnchen rauh (var. *scabrum* A. u. G.), beides oft an demselben Fundort wechselnd; die schwache Rauheit ist besonders auf der Unterseite an den Nerven bemerkbar. Zur Blütezeit findet man meist am Grunde des Stengels ein bereits abgestorbenes Blatt, das auf das oben beschriebene erste Niederblatt folgende; Loew sah an ihm eine ca. 8 cm lange Scheide. Das nächstfolgende Laubblatt war Ende Juli noch grün und besaß eine 16 cm lange Scheide mit 23 cm langer Spreite: das 3. und 4. Laubblatt ragten um je 9 cm über die Scheidenmündungen der vorausgehenden Blätter herauf, ihre Spreiten maßen 51 und 25 cm. Die Blattscheiden sind, soweit sie hervorragen, grün, nur an der Scheidenmündung (Fig. 240, 2) befindet sich gegenüber der Ansatzstelle der Spreite ein schmales, sich nach unten auskeilendes Dreieck von häutiger Beschaffenheit, welches die Scheide verschließt: die Scheidenmündung ist rundlich. Im anatomischen Bilde zeigt das Blatt Ähnlichkeit mit dem von *A. vineale*. An die Epidermis schließt sich nach innen ein kräftig ausgebildetes Palissadenparenchym an, worauf ein lockeres, gleichfalls Chlorophyll führendes Schwammparenchym folgt, an dessen etwas nach innen vorspringenden Leisten die Gefäßbündel verlaufen. Das Innere des Blattes ist von einem Saftparenchym ausgefüllt, welches nicht oder doch nur teilweise zerreißt (**154**, S. 192, Fig. 241, 13). *A. carinatum* hat Blätter von sehr ähnlichem anatomischen Bau, die oft bis zu 5 mm breit werden und sich gegen die stumpfe Spitze allmählich verschmälern; an den Rändern sind sie fast stets ganz fein gezähnelt, bei der Rasse *asperum* (Don), die sehr schmale Blätter hat, sogar an den Rändern und auf den Nerven gewimpert-rauh. Die sehr schmal linealischen, fast fadenförmigen Blätter von *A. globosum* sind stielrund, nur oberseits gefurcht, meist kürzer als der Stengel; bei der Rasse *xanthicum* (Griseb. u. Schenk) sind sie sehr dünn, stark verlängert und unregelmäßig hin und her gebogen. Die



Fig. 242. *Allium globosum.*
1 Zwiebel, 1:1. 2 Blütenstand, 1:1. 3 Verjüngungszwiebel neben dem Blütenstande, 1:1. 4 Blüte, 3:1. 5 Frucht, 2:1. 6 Samen, 2:1. (1 u. 3 Orig. Loew, das übrige nach Reichenbach).

Fig. 243. *Allium kermsinum.*
Habitusbild, 1:1.
(Nach Reichenbach)

flachen, bis 4 mm breiten Blätter von *A. kermesinum* sind durch ihre kurzen Scheiden gekennzeichnet, die so wenig über die Zwiebel heraufragen, daß die Blattspreiten bereits am Grunde des Stengels sich ablösen; die stumpfen Blattspitzen erreichen die Spitze des Blütenstandes nicht.

Die Blütenstände von *A. oleraceum* (Fig. 240, 1) und *A. carinatum* (Fig. 244) sind durch das fast regelmäßige Vorkommen von Brutzwiebeln ausgezeichnet und damit im Zusammhange von sehr wechselnder Gestalt. Die Hülle ist ziemlich derb, ihre beiden Klappen gehen aus fast eiförmigem bis breit-eiförmigem Grunde in eine verlängerte, schmal linealische Spitze über, wodurch die Klappen doppelt so lang als der Blütenstand oder noch viel länger werden. Auf weißem Grunde zeigt die größere Klappe meist 7, die kleinere 5 grüne Längsnerven, die sich oben in der grünen Spitze vereinigen. Diese Spitze fand Loew bei der größeren Klappe etwa 10 cm lang und am Grunde 12 mm breit, bei der kleineren 3 cm lang und 9 mm breit. Auch bei *A. carinatum* ist die Hülle des Blütenstandes meist sehr verlängert, bei seiner Rasse *montenegrinum* Beck sind die Klappen am Grunde breit-häutig. Die beiden Klappen der Hülle von *A. globosum* sind aus schmal-lanzettlichem Grunde allmählich in einen fast stielrunden Schnabel verschmälert; die größere von ihnen ist meist etwa 3-mal länger als der Blütenstand, die kleinere gewöhnlich kürzer als dieser. Am kürzesten ist die Hülle bei der Rasse *xanthicum* von *A. globosum* und bei *A. kermesinum*, wo sie derb und von wechselnder Größe, aber meist nicht viel länger als der Blütenstand ist.



Fig. 244. *Allium carinatum.* Blütenstand 1 : 1 und Blüte 2 : 1. (Nach Reichenbach).

Die Zahl der Blüten in einem Blütenstande schwankt bei *A. oleraceum* von wenigen bis zahlreichen; bei der var. *pauciflorum* A. u. G. sind nur 2 bis 6 vorhanden, und bei der var. *sterile* Beck bilden sich gar keine Blüten, sondern nur Zwiebeln aus. Auch bei den vielblütigen Formen sind die Blütenstände stets sehr locker aufgebaut. Im Durchschnitt sind bei *A. carinatum* mehr Blüten und weniger Zwiebeln vorhanden als bei *A. oleraceum*, deshalb erscheint der Blütenkopf verhältnismäßig groß und ansehnlich, und reichblühende Bestände dieser Art fallen weithin auf. Ganz zwiebellos sind die Blütenstände von *A. globosum*, die reichblütig und von kugeliger, seltener halbkugeliger Gestalt sind, und die kleinen, ziemlich wenigblütigen und daher meist halbkugeligen von *A. kermesinum*.

Die Zwiebeln des Blütenstandes sind bei den gewöhnlichen Formen von *A. oleraceum* kugelig bis länglich (Fig. 240, 8), bei Ausbildung nur weniger etwa 3 mm

lang und 4 mm dick, bei dichtem Stande mehr verlängert; die Rasse *asperum* von *A. carinatum* ist durch die Kleinheit der Zwiebelchen auffällig. Meist sind die Brutzwiebeln dunkel gefärbt, seltener grün. Ihr äußerstes Blatt ist entweder ein fleischiges Speicherblatt oder ein dünnhäutiges Schutzblatt, welches dann das darauf folgende Speicherblatt umgibt (**154**, S. 151); auch Loew fand (Fig. 240, 9) 2 Hüllen, welche die Zentralknospe umschlossen. Nicht selten treiben die Zwiebelchen bereits im Blütenstande Wurzeln und ein kleines Laubblatt (var. *viviparum* A. u. G.) (Fig. 241, 9—12); fällt der Blütenstand während dieser Zeit um, so wurzeln die jungen Pflänzchen meist leicht ein, bleibt er aber aufrecht stehen, so werden durch die Wurzel- und Blattbildung die Speicherblätter völlig ausgesaugt und die Zwiebelchen fallen nicht mehr ab, sondern vertrocknen an der Pflanze, oder wenn sie schließlich doch auf den Boden gelangen, so können sie nicht mehr einwurzeln und sterben ab. Der anatomische Bau der Brutzwiebeln von *A. carinatum* wurde von A. Seignette untersucht (176).

Die Blüten sind besonders bei *A. oleraceum* sehr ungleich lang gestielt, ihre Stiele mindestens doppelt, z. T. auch mehrere Male so lang als die Blüten und am Grunde mit Hochblättern versehen. Bei *A. carinatum* sind meist zahlreichere bis zu 4 cm lange Blütenstiele vorhanden, bei den beiden übrigen Arten sind sie untereinander ziemlich gleich lang, bei *A. globosum* länger bis 3-mal so lang als das Perigon, bei *A. kermesinum* nicht viel länger als dieses, bei beiden starr.

Das Perigon hat bei *A. oleraceum* meist eine trichterförmig-glockige, bei *A. carinatum* eine verkehrt-eiförmige Gestalt; seine Blätter sind bei den meisten Formen von *A. oleraceum* 5—7 mm lang, länglich-lanzettlich, stumpf oder spitzlich, oft kurz stachelzpitzig, meist grünlich und schmutzig hellrot überlaufen (var. *virens* Lam.), hin und wieder aber lebhafter gefärbt, sodaß die Pflanzen öfter mit *A. carinatum* verwechselt werden. So sind die Blüten bei var. *roseum* Regel, var. *alpicola* (Jord.) und der flachblätterigen var. *complanatum* Fries mehr oder weniger lebhaft rosa; selten sind sie ganz weiß (var. *album* A. u. G.) Bei *A. carinatum* überwiegen größere Blüten von gegen 7 mm Länge, die Perigonblätter sind mehr eiförmig-länglich, stumpf, gewölbt, außen ziemlich scharf und etwas rauh gekielt, und da sie mit den Spitzen weniger zusammenneigen, so erscheinen die Blüten erheblich größer als bei *A. oleraceum*; es gibt aber auch Formen mit kleinen Perigonblättern: so sind sie bei var. *parviflorum* Beck nur 3 – 5, meist etwa 4 mm, und bei der gerade die Grenzen des Gebietes erreichenden var. *montenegrinum* Beck nur 2—3 mm lang. In der Färbung des Perigones überwiegt das Lilapurpurn, welches oft in schönes Rosa übergeht (var. *flexum* Waldst. u. Kit.); bei der seltenen var. *violaceum* Regel sind die Perigonblätter dunkellila-purpurn bis dunkelviolett; bei der Rasse *montenegrinum* sind die Blüten anfangs hell rötlich-violett, bald aber verbleicht die Farbe und sie werden ganz weiß. Die eiförmig-lanzettlichen oder lanzettlichen Perigonblätter von *A. globosum* sind 4 —5 mm lang, spitz oder zugespitzt, gewöhnlich rosa oder weiß mit einem roten Mittelstreif; bei der Rasse *xanthicum* werden sie aber bis 6 mm lang, sind spitz oder stumpflich und gelb gefärbt. Die etwa 5 mm langen, stumpflichen Perigonblätter von *A. kermesinum* sind meist lebhaft rötlich-violett, selten rosa gefärbt.

Die Staubblätter sind bei allen Arten am Grunde untereinander und mit dem Perigon verbunden, die Staubfäden von pfriemlicher oder pfriemlich-linealischer Gestalt; bei *A. oleraceum* haben sie nur etwa die Länge der Perigonblätter, bei den andern Arten ragen sie, nur bei *A. kermesinum* etwas weniger, weit über diese hinaus. — (G.).

Blüteneinrichtung. *A. oleraceum* blüht im Juli und August. Der Blütenstand ist locker, da die in verschiedener Anzahl vorhandenen Blüten auf

Stielen stehen, die nur anfangs kurz sind, sich aber vor und nach dem Blühen bedeutend verlängern. Die Blüten (Fig. 245) sind zu Anfang der Anthese überhängend, richten sich aber während dieser allmählich auf und stehen endlich nach dem Verblühen steif aufrecht. Das Perigon öffnet sich glockenförmig, die länglich-lanzettlichen Perigonblätter sind bei der häufigsten Form hellgrünlich mit rotem Mittelstreif, färben sich aber im Verlauf des Blühens mehr rosa. Die Staubblätter haben ungefähr die Länge des Perigons, ihre pfriemenförmigen Filamente, von denen die inneren etwas breiter sind, bilden dadurch eine Art von Receptaculum, daß sie an ihrem Grunde zu einer ganzen häutigen Manschette miteinander verfließen, an deren Außenseite die Perigonblätter so angewachsen sind, daß ihre Basis frei bleibt (190, S. 1001). Die Blüten sind stark protandrisch. Die Staubblätter biegen sich einzeln, die inneren zuerst, gegen die Mitte der Blüte und lassen dort ihre Antheren aufspringen; nach dem Verwelken aller Antheren streckt sich der Griffel, der in einer jungen Blüte noch ganz kurz ist, bis zu einer Länge von 2,5 mm und entwickelt seine kopfige Narbe. Erst etwa 8—10 Tage nach dem Aufgehen der Blüte ist der Griffel völlig ausgewachsen, demnach kann Selbstbestäubung in den Blüten nicht eintreten. Sie wurden in der Eichstätter Alb von den Schwebfliegen *Eristalis pertinax* Scop. und *E. tenax* L., sowie von dem Tagfalter *Lycaena coridon* Poda besucht[1]); im ganzen scheint ihnen bei ihrer Unscheinbarkeit und dem oft zwischen Büschen und andern höheren Pflanzen versteckten Standort der Pflanze kein sehr bedeutender Insektenbesuch zuteil zu werden. Der Pollen ist weiß, die Pollenkörner sind von brotförmiger Gestalt, etwa 56 μ lang und 25 μ breit. Bisweilen verkümmern die Blüten vor ihrer vollständigen Entwicklung; es scheint also die Samenbildung zu Gunsten der Ausbildung von Brutzwiebelchen im Rückgange begriffen zu sein. (**169**, **98**, **208**, K).

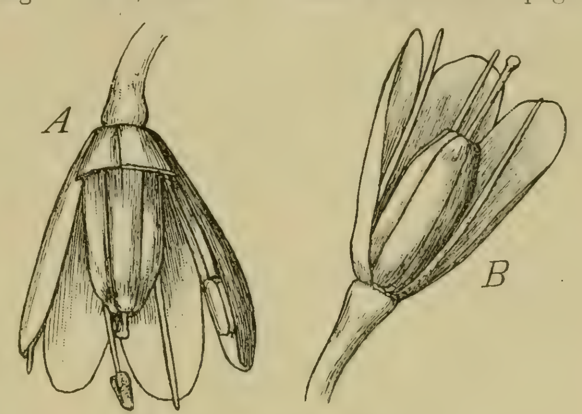


Fig. 245. *Allium oleraceum.*
A junge herabhängende, B alte aufrecht stehende Blüte, beide in natürlicher Lage und nach Entfernung der vorderen Perigonblätter; 5 : 1.
(Orig. H. Astheimer.)

Die im Juni bis August zur Entwicklung kommenden Blüten von *A. carinatum* bilden, auf langen dünnen überhängenden Stielen stehend, einen großen und ziemlich reichblütigen Blütenstand. Sie sind meist rosenrot bis lilapurpurn gefärbt und stimmen in ihrer ausgeprägten Protandrie und in der Art der Nektarabsonderung mit den verwandten Arten überein. Während der Anthese hängen sie nach abwärts, wodurch der Nektar vor Regen geschützt ist; trotzdem ist (nach **111**) der Pollen gegen Benetzung ziemlich widerstandsfähig. Die Perigonblätter schließen sich zu einem Glöckchen mit engem Eingang zusammen und zeigen auf hellerem Grunde in der Mitte und an den Rändern lebhafter rot gefärbte Streifen. Die Staubblätter, deren Filamente untereinander gleich sind, strecken sich nacheinander bis fast auf die doppelte Länge des Perigons, biegen

[1]) Nach Max Bachmann, Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in der Eichstätter Alb. Mitt. d. Münchner Entomologischen Gesellsch. 2. u. 3. Jahrg. 1911/12.

sich nach der Blütenmitte und öffnen dort ihre Antheren. Der auf einem oberwärts gelb gefärbten Fruchtknoten stehende Griffel verlängert sich erst nach dem Verstäuben der Antheren und entwickelt dann seine Narbe genau an der Stelle, welche jene vorher eingenommen haben. Die Honigbienen, die (nach **11**, S. 43) die Blüten besuchen, können nur Fremdbestäubungen vollziehen, auch spontane Autogamie ist ausgeschlossen (**174**). Nach dem Verblühen richten sich die Blütenstiele steif auf (**113**).

Für *A. globosum* fällt die Blütezeit in den August und September. Der kugelige zwiebellose Blütenstand besteht aus zahlreichen, meist rosenroten Blüten, die auf 5—15 mm langen Stielen in der Mitte aufrecht, weiter nach außen schräg aufwärts, wagerecht oder nach abwärts geneigt stehen. Die Perigonblätter breiten sich bei der Anthese trichterförmig auseinander, die dünnen Staubblätter ragen aus dem Perigon hervor, sind untereinander gleich, an der Basis miteinander und mit dem Perigon verbunden. Die Bestäubungseinrichtung ist nicht näher bekannt.

Auch *A. kermesinum* blüht erst im August und September; der kugelige Blütenstand ist klein und besteht aus wenigen, kurz gestielten Blüten von lebhaft rötlich-violetter Farbe, die in ihrem Bau mit denen von *A. globosum* übereinstimmen; nur sind die Staubblätter verhältnismäßig etwas kürzer als bei dieser Art. — (K.).

Hunger deutet (a. a. O.) die Zwiebelbildung im Blütenstande von *A. oleraceum* und *A. carinatum* als Apogamie.

5. Sektion *Molium* Don.

Die Arten dieser letzten Sektion der Gattung sind in der Tracht dadurch ausgezeichnet, daß alle ihre Blätter grundständig sind, d. h. den Stengel nur bis zur Erdoberfläche umfassen, ohne daß sich ihre Scheiden weiter nach oben verlängern, Die Blätter sind flach oder gekielt, linealisch, breit-linealisch oder noch breiter; die Staubfäden sind ungeteilt oder die inneren jederseits mit einem kurzen Zahn versehen.

51. Allium paradoxum Don. Sonderbarer Lauch.

Diese Art ist in der Sektion Molium durch die reichliche Zwiebelbildung im Blütenstand auffallend, die sonst höchstens noch bei *A. roseum* vorkommt. *A. paradoxum* hat erst seit kurzer Zeit das Bürgerrecht in Mitteleuropa erworben; es ist in Persien und im Kaukasus einheimisch und bei uns zunächst wohl als Flüchtling aus botanischen Gärten verwildert, in den letzten Jahrzehnten aber nicht nur in Gärten ein nicht mehr auszurottendes Unkraut geworden, sondern besonders im Havelgebiet bei Berlin völlig zwischen der heimischen Vegetation eingebürgert. In Parks und Gärten besiedelt es ganz dicht die schattigen Gehölzpartien, in den wilden Formationen lebt es bis jetzt vorzugsweise in den Erlenbeständen und zwischen andern Ufergehölzen. Vornehmlich innerhalb des Überschwemmungsgebietes, aber auch seitlich aufsteigend in dessen Umgebung, entwickelt *A. paradoxum* im Frühjahr seine hellgrünen Massen, die schon zeitig, gleich nach der Blütezeit wieder von der Oberfläche verschwinden. Alljährlich breitet es sein Wohngebiet aus und verdrängt an den Stellen seiner Ansiedelung die einheimische Flora, z. B. *Ranunculus ficaria* und andere Frühlingspflanzen des Schattens. Auch außerhalb des Gebietes ist es besonders in botanischen und Liebhabergärten lästig aufgetreten und dürfte sich auch dort einbürgern.

Die Zwiebel ist eiförmig bis fast kugelig und hat meist keine oder nur einzelne und dann meist große Nebenzwiebeln. Ihre Häute sind auffällig dünn und durchscheinend, sie bleiben ganz oder zerschlitzen zuletzt; nur die ältesten,

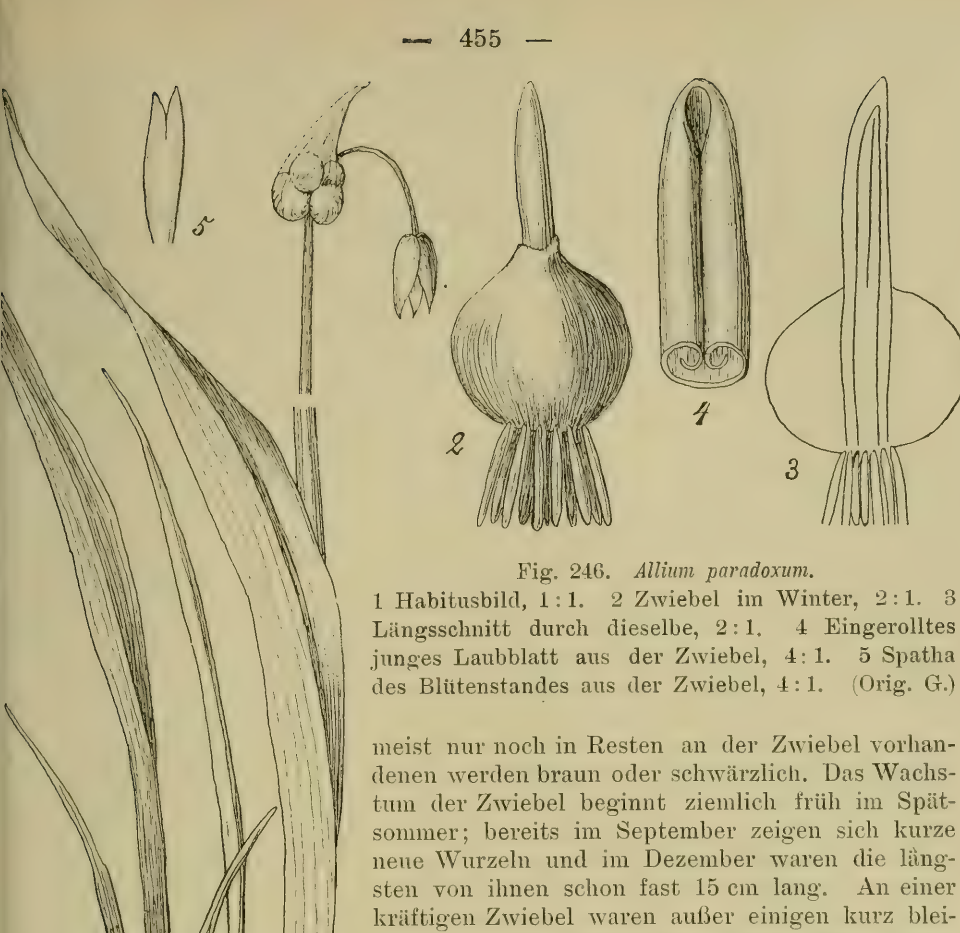


Fig. 246. *Allium paradoxum.*
1 Habitusbild, 1:1. 2 Zwiebel im Winter, 2:1. 3 Längsschnitt durch dieselbe, 2:1. 4 Eingerolltes junges Laubblatt aus der Zwiebel, 4:1. 5 Spatha des Blütenstandes aus der Zwiebel, 4:1. (Orig. G.)

meist nur noch in Resten an der Zwiebel vorhandenen werden braun oder schwärzlich. Das Wachstum der Zwiebel beginnt ziemlich früh im Spätsommer; bereits im September zeigen sich kurze neue Wurzeln und im Dezember waren die längsten von ihnen schon fast 15 cm lang. An einer kräftigen Zwiebel waren außer einigen kurz bleibenden bis über 20 Wurzeln, lauter dünne, reichlich mit Wurzelhaaren bedeckte Nährwurzeln vorhanden; Saftwurzeln wurden nicht gefunden. Im Dezember war an alten Zwiebeln (Fig. 246, 2 u. 3) von den Häuten nur noch die innerste als dünnes, nur in kleinen Stückchen ablösbares Häutchen vorhanden, unter dem die weißliche glänzende Epidermis des noch lebenden Speicherblattes frei wurde; dieses war noch völlig derb und fest. Der nächstjährige Laubtrieb ragte aus den etwa 1 cm hohen Zwiebeln 2 bis fast 5 cm heraus, war dabei aber noch ein gutes Stück von der Erdoberfläche entfernt und auch an der Spitze ganz bleich. Die Aussaugung des dicken Speicherblattes, welches den größten Teil der Zwiebel einnimmt, beginnt von innen, denn seine der wachsenden Knospe zugewandte Innenseite zeigt wie auch sein Inneres anstelle des dichten Saftgewebes der jungen Zwiebel bereits sehr deutliche, mit Luft erfüllte Lücken. So macht sich also abweichend von den meisten andern Zwiebeln die Gewebeerschöpfung nicht von vorn herein durch äußerliches Schrumpfen bemerkbar. Auf dem Querschnitt sieht man im äußeren Teile des Speicherblattes einige Zell-

schichten unterhalb der äußeren Epidermis einen Kranz von Gefäßbündeln, weiter nach innen anscheinend ungleichmäßig angeordnet noch 2 Kreise in dem schwammigen Parenchym. Die Aufzehrung des letzteren beginnt in der inneren Blatthälfte zwischen den Gefäßbündeln, es entstehen große Luftlücken, die an ihren Wänden mit den zusammengefallenen Resten der ausgesogenen Zellen bekleidet sind. Alle noch nicht ausgesogenen Zellen sind turgeszent, abgerundet und glänzend. Im Dezember fand sich zwischen den äußeren Gefäßbündeln noch keine solche Luftlücke, daher hatte die Zwiebel noch ihre Derbheit. Auf das Speicherblatt folgt nach innen ein Niederblatt, welches den ganzen jungen Sproß bis über die Erdoberfläche scheidenartig einschließt; es ist an seinem Grunde etwas zwiebelschuppenartig verdickt und fleischig, aber nur etwa den vierten Teil so dick als das Speicherblatt. Auch in seinem oberen geschlossenen Teile ist es im Dezember noch auffallend fleischig, bei größerer Streckung wird es aber allmählich dünnhäutig. Hierauf folgt das in der Regel einzige zur Ausbildung kommende Laubblatt, welches die ganze Höhlung des Niederblattes ausfüllt und an seiner gelblichen bis grünlichen Farbe kenntlich ist. In seinem unteren Teile, höchstens so weit es noch in der Zwiebel steckt, ist es scheidenartig geschlossen, oben trägt es eine Spreite, die so nach oben eingerollt ist, daß sich die beiden Ränder auf der Mitte der Blattoberseite berühren und später noch weiter an ihren Blattseiten eingerollt sind (Fig. 246, 4). Der Blütenstand ist bereits bis 2,5 cm über den Zwiebelboden erhoben, der Stengel noch sehr kurz, aber die Klappen der Hülle haben schon bis zu 1 cm Länge erreicht, ihre derberen Mittelstreifen sind durch ganz dünnhäutiges durchsichtiges Gewebe verbunden und nur die etwa 2 mm langen Spitzen frei. Der Blütenstand selbst ist bis zu 4 mm lang und von einem gleichfalls durchscheinenden Hochblatt eingehüllt, in dessen Innerem sich die Blüten- und Zwiebelchenanlagen als kleine Höckerchen erkennen lassen.

Die Verjüngungszwiebel entsteht normal in der Achsel des Laubblattes; im Dezember war erst eine kleine Knospe zu finden. Hin und wieder treten neben der Hauptzwiebel auch noch schwächere Nebenzwiebeln auf, die aber schon zu Beginn des Winters keinen Zusammenhang mit der Hauptknospe hatten. Die jungen, noch nicht blühenden Verstärkungszwiebeln sind in ihrem Aufbau den Hauptzwiebeln ähnlich: sie bestehen aus Nährblatt, scheidenartigem Niederblatt und Laubblatt. Es scheint, daß die in das Laubblatt eingeschlossene Anlage des Vegetationskegels einen fehlschlagenden Blütenstand darstellt, worauf die mitunter deutliche Zweispitzigkeit schließen läßt; die später an derselben Stelle entstehende Verjüngungsknospe wäre danach auch seitenständig in der Achsel des Laubblattes, nicht als Fortsetzung der nichtblühenden Grundachse angelegt. Einen ganz deutlichen Blütenstand, in dem die Anlagen für die Zwiebelchen bezw. Blüten erkennbar sind, findet man schon in ziemlich kleinen, etwa 1 cm langen Zwiebeln; sicher kommen aber nicht alle diese angelegten Blütenstände zur Entwicklung, da in einem Rasen stets nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Pflanzen zur Blüte gelangt.

Der Stengel wird meist 20—30 cm hoch und ist dreikantig; irgend welche erheblichen mechanischen Elemente enthält er nicht, sondern seine Festigkeit beruht lediglich auf dem Turgor, und da dieser meist bald nach der Blütezeit schwindet, so legt sich dann der Stengel schlaff auf den Boden.

Die Blätter werden einzeln, selten zu 2 entwickelt; ihre Spreite ist 4—10 mm breit, vielnervig, von schmal-länglichem bis lineal-lanzettlichem Umfang und überragt meistens den Stengel. Die Blätter sind gewöhnlich durch eine hellgrüne Färbung und die mitunter fast speckig glänzende Epidermis auffällig; wie bei sehr vielen Waldgräsern und andern Waldpflanzen ist die blasse Blattunterseite nach oben gewendet.

Der Blütenstand ist in seiner Jugend ganz von der dünnhäutigen weißlichen Hülle eingeschlossen, durch welche die meist einzeln oder zu wenigen vorhandenen Blüten mit ihren dünnen gebogenen Stielen und die bereits kräftig entwickelten grünlichen Zwiebelchen durchschimmern. Vor dem Blühen öffnet sich die Hülle in 2—3 Klappen, die sehr schnell einschrumpfen und dann als welker Ring die Basis des Blütenstandes umgeben. Zwischen den Zwiebelchen findet man gewöhnlich 1 oder 2, selten bis zu 6 oder noch mehr Blüten. Die Zwiebelchen, welche in ihrem anatomischen Aufbau mit den kleinen Nebenzwiebeln übereinstimmen, lösen sich meist sehr leicht und frühzeitig von dem Blütenstengel los und fallen auf den Boden, wo sie, vielleicht nur noch etwas stärker ergrünend, unverändert liegen bleiben, bis sie in irgend einer Weise von Erde bedeckt werden. An den wilden Standorten, in Erlenbrüchen, Gehölzen u. ä. geschieht das sehr ausgiebig durch fallendes Laub, in Gärten und Parks sind es besonders die Regenwürmer, welche die Einbettung besorgen. Nun treibt das Zwiebelchen mit den andern Zwiebeln im Herbst Wurzeln; im Dezember besitzt es bereits einen über $^1/_2$ cm langen Trieb. Der Hauptanteil an dem Zwiebelchen wird wie bei den großen Zwiebeln von dem dicken Nährblatt eingenommen, der Trieb besteht aus dem Scheidenblatt und dem Laubblatt.

An kräftigen Exemplaren wächst nicht selten aus dem Hauptblütenstande noch ein (selten mehrere) kurzer sekundärer Blütenstand hervor; diese sind schwachen Blüten- und Zwiebelköpfen ganz ähnlich gebaut, enthalten aber meist nur Zwiebelchen.

Die Blüten stehen auf dünnen Stielen, die bis 3 cm Länge erreichen. Ihr Perigon ist glockig, seine Blätter sind bis über 10 mm lang, länglich-elliptisch, spitz oder stumpflich, weiß bis grünlichweiß, die 3 äußeren mit einem grünlichen Mittelstreif. Die Staubfäden sind ungeteilt, lanzettlich, oben in eine kurze Spitze verschmälert, am Grunde kurz untereinander und mit dem Perigon verbunden; sie sind etwa halb so lang wie die Perigonblätter, die inneren breiter als die äußeren. Der Fruchtknoten ist niedergedrückt-kugelig, der Griffel fadenförmig, an der Spitze 3spaltig mit linealischen Narben.

Die Blüteneinrichtung der im April und Mai sich entwickelnden Blüten ist nicht bekannt. Insektenbesuch ist häufig, anscheinend aber stets ohne Erfolg; Fruchtbildung wurde nicht beobachtet.

Sehr bemerkenswert sind die zahlreichen Anomalien der Blüten, auf die wohl Garcke[1]) zuerst aufmerksam gemacht hat. Oft findet man nur einen geringen Bruchteil der Blüten normal ausgebildet, meist jedoch einen, gewöhnlich sogar mehrere Kreise gestört. Sehr oft ist der Fruchtknoten oder der Griffel verkümmert, nicht selten an Stelle des Pistilles ein ganz kleines Zwiebelchen oder ein dick angeschwollenes Blättchen vorhanden. Die Dreizahl der Staubblatt- und Perigonkreise geht durch Fehlschlagen eines Gliedes oft in die Zweizahl über, sodaß zu wenig Staub- und Perigonblätter ausgebildet sind, ab und zu von der ganzen Blüte vielleicht nur 1—2 Perigonblätter und 1 Staubblatt übrig bleiben. Sehr oft steht an Stelle der fehlgeschlagenen Blütenteile ein Zwiebelchen, und je kräftiger dieses ist, desto weniger Blütenorgane sind ausgegliedert: nicht selten trägt eine langgestielte Zwiebel am Grunde nur 1 oder 2 Perigonblätter. Einmal beobachtete ich eine Blüte mit 3 Perigonblättern, die von einem etwas größeren zentralen und 3 untereinander ungleichen ganz kleinen Zwiebelchen ausgefüllt waren, und sicher kommen noch mehr Zwiebelchen an Stelle einer Blüte zur Entwicklung. Zwischen solchen Extremen und den normalen Blüten kann man alle Übergänge finden. — (G.)

[1]) Flora von Deutschland. 17. Aufl. 1895, S. 606.

52. Allium ursinum L. Bären-Lauch, Ramsel.

Der Bärenlauch, durch seine elliptisch-lanzettlichen Blätter innerhalb der Sektion sehr ausgezeichnet, wächst in schattigen humosen Laubwäldern, Parks usw. an seinen Standorten meist in so großer Menge, daß er weite Strecken dicht überzieht. Als seine charakteristischen Begleitpflanzen werden (39. S. 137, 415) *Gagea silvatica*, *G. spathacea*, *Polygonatum multiflorum*, *Leucoium vernum*, *Corydallis cava* und *Anemone ranunculoides* angegeben. E. H. L. Krause betrachtet *A. ursinum* als Pseudorelikt der montanborealen Flora; seine Verbreitung wird durch die Kultur bedingt. In den meisten Gebietsteilen ist die Pflanze zerstreut, aber nur stellenweise häufig; in manchen Gegenden dagegen recht selten und nur von wenigen Fundorten bekannt, wie z. B. in der Provinz Brandenburg. Auf den Nordseeinseln fehlt sie, ebenso in der ganzen immergrünen Region des Mittelmeergebietes. Im Wallis hat man sie bis 1100, in Tirol bis 1200 m beobachtet. Sonst ist *A. ursinum* im Norden bis zur skandinavischen Halbinsel, Dänemark und den britischen Inseln verbreitet, im Westen lebt es noch in Frankreich und auf der iberischen Halbinsel, wo es wie in Italien und auf der Balkanhalbinsel seine Südgrenze erreicht; nach Osten geht das Verbreitungsgebiet über das mittlere und südliche Rußland die Grenzen Europas weit überschreitend und nach Süden bis Kleinasien, nach Osten durch ganz Sibirien bis nach Kamtschatka.

Die Samen keimen sehr leicht und willig. In Deutschland findet man in den Beständen von *A. ursinum* bereits etwa Anfang April zahlreiche Keimlinge; ein solcher (87, S. 7) besteht aus dem Keimblatt, einem Knöspchen und einem Würzelchen. Die Spitze des Keimblattes, die morphologisch etwa der Blattspitze entsprechen würde, bleibt in der Samenschale stecken, die organische Basis hat sich mit dem Würzelchen abwärts gewandt; aus dem scheidenartigen Grunde erscheint zunächst ein ziemlich langes scheidenförmiges Niederblatt (Fig. 247, 10 u. 11), aus dem zu Anfang April das erste Laubblatt hervorsprießt. Zu Ende des Mai hat dieses an seinem sich verdickenden Grunde einige Nebenwurzeln hervorgebracht und (Fig. 247, 12 u. 13) seine Scheide zu einem echten Nährblatte gestaltet, welches eine Knospe einschließt und so mit dieser bis zur nächsten Vegetationszeit erhalten bleibt. Die junge Keimpflanze zeigt damit genau denselben Aufbau wie eine ältere nichtblühende Zwiebel, nur daß an Stelle der Reste des vorjährigen Nährblattes das Keimblatt tritt (Fig. 247, 14).

Um zur blühreifen Pflanze heranzuwachsen, braucht die Keimpflanze mehrere Jahre, während deren die allmählich erstarkende Zwiebel in den Erdboden versinkt. Die Keimung erfolgt naturgemäß in der Nähe der Erdoberfläche, dabei wird infolge der Abwärtskrümmung des unteren Endes des Keimblattes der Vegetationspunkt der jungen Pflanze etwa 3—4 mm in den Boden geschoben; das Pflänzchen sendet zunächst seine Wurzeln senkrecht in den Erdboden hinein (Fig. 248, 3) und durch Verkürzung der mit den Enden im Boden haftenden Wurzeln wird ein Zug auf die junge Zwiebel ausgeübt, dem sie nachgibt. So wird der Vegetationspunkt der Grundachse weiter in den Boden hinabgezogen und schließlich trotz des aufwärts strebenden Wachstumes der Grundachse in einer gewissen Tiefe erhalten. Auch bei etwas älteren Pflanzen, welche die Normaltiefe der Zwiebeln von 10—15 cm noch nicht erreicht haben, werden alle Zugwurzeln senkrecht abwärts gerichtet (Fig. 248, 4) und die Grundachse in jedem Jahre um ein größeres Stück in den Boden hineingezogen als sie sich durch ihr Längenwachstum nach oben verlängert. Sobald die normale Lage und Tiefe des Vegetationspunktes erreicht ist, werden die kontraktilen Wurzeln nicht mehr steil abwärts, sondern flach nach außen geschickt (Fig. 248, 5) und dadurch ein zu weites Abwärtsziehen der Zwiebel vermieden; der jetzt noch



Fig. 247. *Allium ursinum.*

1 Habitusbild mit Blütenstand, 1 : 1. 2 Erstes Frühlingsstadium einer blühenden Pflanze, 1 : 1. 3 Zwiebel nach Entfernung der äußeren Laubblattscheide, 1 : 1. 4 Laubblatt mit dem heranwachsenden Blütenstengel, 1 : 1. 5 Junges Laubblatt mit Spreite nebst Querschnitt, etwas vergr. 6 Dasselbe etwas weiter entwickelt nebst Querschnitt, 1 : 1. 7 Längsschnitt durch 3, 1 : 1. 8 Äußeres Laubblatt mit dem Blütenstande innerhalb der Verjüngungszwiebel, etwas vergr. 9 Laubblattspitze mit zurückgerollten Rändern, 1 : 1. 10 Keimpflanze, 1 : 1. 11 Längsschnitt durch den Grund der Keimpflanze. 4 : 1. 12—14 Weitere Entwicklungsstadien der Keimpflanze, 1 : 1. 15 Blüte, etwas vergr. 16 Aufgesprungene Kapsel, 2 : 1. (1 nach Irmisch und Reichenbach, 2—9, 11, 12 nach Irmisch, 10, 13, 14 nach Raunkiär, 15, 16 nach Reichenbach.)

ausgeübte Zug genügt gerade dazu, die Zwiebel alljährlich um den Betrag ihres Längenwachstums herabzuziehen, so daß sie in der Tiefe stehen bleibt. Auch bei späteren Änderungen ihrer Tiefenlage sind die Zwiebeln durch diese Einrichtung imstande, sie wiederzugewinnen. Bei oberflächlicher Pflanzung beginnt das Versenken; solange aber die Zwiebeln noch oberflächlich stehen, sterben die älteren Jahrgänge der Grundachse meist so schnell ab, daß man gewöhnlich nur einen unterhalb der lebenden Zwiebel findet, dagegen bleiben an tief liegenden Stammgebilde bis über 2 cm Länge erhalten (Fig. 248, 6), die bis 6 Jahrgänge umfassen (146). Gerät etwa durch einen Maulwurfhaufen oder aus einem anderen Anlaß eine Zwiebel zu tief in den Boden hinein, so geschieht die Regulierung der Tiefenlage durch Streckung der Grundachse; so folgte (146) auf einige normale noch erhaltene gestauchte Jahresabschnitte ein gestreckter, 3 cm langer Achsenteil, an dessen Spitze die Zwiebel stand (Fig. 248, 7).

Die wegen ihres eigenartigen morphologischen Aufbaues interessante, von der aller andern *Allium*-Arten abweichende Zwiebel ist mehrfach (87, 84, 154, Loew Manuskr.) eingehend untersucht worden[1]). Sie ist von länglicher Gestalt, meist 2—4, selten bis 6 cm lang, außen mit weißen oder gelblichen durchscheinenden Häuten umgeben. Nach der Blütezeit, nach der bald alle oberirdischen Teile unter Verbreitung eines intensiven Knoblauchgeruches absterben, sitzt die Zwiebel auf der ganz kurzen abgestorbenen vorjährigen Grundachse, an der sich noch einige gleichfalls abgestorbene Wurzeln befinden; selten stehen auf einer solchen Grundachse 2 Zwiebeln (Fig. 248, 1). Am Grunde wird die Zwiebel von den neuen Wurzeln durchbrochen, und ein Kranz von Borsten (Fig. 247, 1), die Reste des vorjährigen Speicherorganes, welche aus mechanischem, der Innenseite der Gefäßbündel angelagertem Gewebe bestehen, umgibt sie. Der Borstenkranz umschließt die weißliche, dünnhäutige und durchscheinende Scheide des noch erhaltenen unteren Laubblattes; sie ist bis oben herauf fest geschlossen und zeigt am oberen Ende der Zwiebel eine schmale Mündung, welche den daraus hervorragenden Blütenstengel und den Stiel des oberen Blattes fest umschließt (Fig. 247, 1 u. 2). In dieser Scheide steckt das aufgetriebene Innere der Zwiebel, welches ganz von der fleischigen Scheide des inneren Blattes gebildet wird, die viel kürzer als die äußere ist (Fig. 247, 3). Dieses Nährblatt ist aber nicht, wie bei den andern *Allium*-Arten, ringsum gleichmäßig verdickt, sondern nur seine Rückenseite ist dickfleischig, die Bauchseite dagegen dünnhäutig und im Innern ist eine ganz schmale, etwa halbmondförmig gebogene Spalte vorhanden (Fig. 248, 2), an deren Grund bereits ein kleines Knöspchen sichtbar ist. Die Bauchseite des unteren Laubblattes ist dem Blütenstengel zu-, die dicke Rückenseite des oberen Laubblattes von ihm abgewendet, der Blütenstand ist also, wie auch bei den anderen Arten, endständig, und das obere Laubblatt beginnt einen in der Achsel zwischen dem unteren Laubblatt und dem Blütenstengel stehenden neuen Sproß. Sehr bald nach der Fruchtreife sterben die beiden Laubblätter ab; dabei verschwindet das untere samt seiner Scheide vollständig, vom oberen bleibt aber der fleischige Scheidenteil erhalten, an dem der Blattstiel eine rundliche Narbe zurückläßt. In diesem Zustande überdauert die Zwiebel den Sommer, jene für die Laubwaldpflanzen so ungünstige Zeit, wo infolge der Wärme die starke Transpiration der Baumkronen dem Boden alles verfügbare Wasser entzieht und viele Waldpflanzen eine Ruheperiode wie Steppengewächse durchmachen. Im Herbst beginnt in den Zwiebeln das Leben sich wieder zu regen, aus dem Grunde des Nährblattes kommen neue Wurzeln hervor; hin und wieder durch-

[1]) Vergl. auch Th. M. Bruck, Beiträge zur Morphologie einiger Knollen- und Zwiebelgewächse. Progr. d. Ober-Realschule zu Czernowitz 1882. Darstellung und Figuren S. 9 und Tafel II sind augenscheinlich von Th. Irmisch übernommen.

bricht eine von ihnen die Scheide nicht, sondern wächst in die innere Höhlung hinein und kommt dann oben aus der Mündung heraus. Im November hat sich

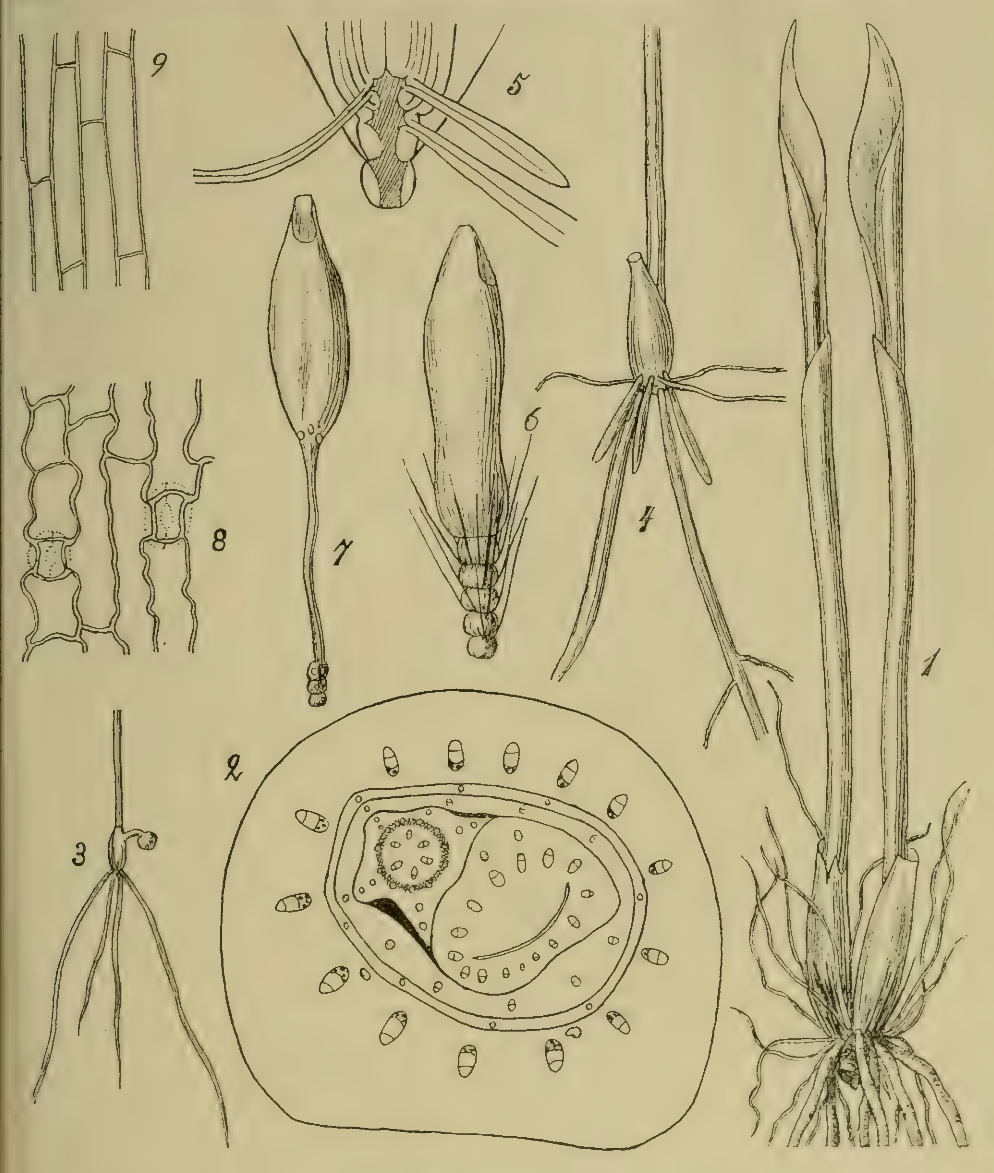


Fig. 248. *Allium ursinum.*

1 Zweiachsige Pflanze, 1:1. 2 Querschnitt durch eine blühende Achse, vergr. 3 Bewurzelung einer Keimpflanze, 1:1. 4 Bewurzelung einer Verstärkungspflanze, 1:1. 5 Längsschnitt durch die normale Grundachse, 2:1. 6 Normale Grundachse, etwas vergr. 7 Grundachse mit verlängertem Gliede, etwas vergr. 8 Epidermis der morphologischen Oberseite des Blattes, 165:1. 9 Epidermis der morphologischen Blattunterseite, 165:1. (1, 2, 8, 9 nach Raunkiär, 3—7 nach Rimbach.)

das Knöspchen im Innern des Nährblattes bereits so weit gestreckt, daß es oft schon die halbe Länge der Zwiebel erreicht. Als erstes Blatt wird von

ihm ein scheidenartiges, dünnhäutig bleibendes Niederblatt ausgegliedert, welches oben eine rundliche Öffnung erkennen läßt und mit dem Speicherblatt alterniert. Das darauf folgende Blatt ist weniger häufig gleichfalls ein scheidenartiges Niederblatt, meistens aber das unterste Laubblatt des neuen Sprosses; es zeigt schon bei Beginn des Winters eine kurze Scheide und eine Spreite die auf beiden Seiten nach oben der Länge nach eingerollt ist. Aus der Scheide des ersten Laubblattes wächst der Blütenstengel hervor. An seiner Spitze sind 2 Blattanlagen bemerkbar, deren äußere mit dem Laubblatt alterniert, während die innere vor ihm steht; beide setzen also die normale Blattstellung des Sprosses fort und verschmelzen später zur Hülle des Blütenstandes. In der Achsel des unteren Laubblattes steht das kleinere zweite Laubblatt, welches dem Blütenstengel den Rücken zukehrt. Während des Heranwachsens der Blätter und des Blütenstengels im Frühjahr wird der fleischige Grund des Nährblattes völlig ausgesogen, stirbt ab und schwindet so, daß nur die mechanischen Elemente von ihm in Gestalt des Borstenkranzes stehen bleiben.

Das eigentümliche an dieser Entwicklungsweise ist, wie Irmisch (87, S. 6) hervorhebt, daß die beiden Laubblätter, die in einer Vegetationsperiode sich entfalten, 2 verschiedenen Achsen angehören; daß ferner jede mit einem Blütenstengel abschließende Achse sofort mit einem Laubblatt beginnt, ohne daß Vor- oder Niederblätter vorausgingen, das Niederblatt (seltener deren 2) vielmehr erst als zweites Blatt erscheint; daß endlich dieses derselben Achse angehörige Niederblatt mit dem dazu gehörigen Laubblatt in 2 verschiedenen Vegetationsjahren hintereinander erscheinen.

An nichtblühenden Pflanzen bezw. Sprossen ist immer nur ein Laubblatt vorhanden; wenn dessen Spreite abstirbt, bleibt die fleischige Scheide lebend zurück, die in ihr enthaltene Knospe gliedert ein mit dem Nährblatt abwechselndes Scheidenblatt, dann wieder ein mit diesem alternierendes Laubblatt aus u. s. f.; es bleibt also die ganze Achse, bis ein Blütenstengel zur Anlage kommt, ein einfacher monopodialer Sproß, wogegen sofort mit der Blütenbildung der sympodiale Aufbau der Jahresachse beginnt.

Die vegetative Vermehrung der Art ist nur gering; nur selten findet sich in der Achsel auch des scheidenförmigen Niederblattes eine Nebenknospe, die eine Vermehrungszwiebel ausbildet. Auch in dieser Beziehung steht *A. ursinum* unter denjenigen Zwiebelgewächsen, die in großen Massen aufzutreten pflegen, isoliert da; denn wohl bei allen andern greift entweder durch Vermehrungszwiebeln oder durch Brutzwiebeln im Blütenstande eine ausgiebige vegetative Vermehrung Platz.

Die Wurzeln am Grunde der Zwiebel werden bis 30 cm lang; die meisten von ihnen sind dünne, nach allen Richtungen hin ausstrahlende Nährwurzeln, in geringerer Zahl sind dicke, fast senkrecht abwärts wachsende Saftwurzeln vorhanden. Junge Pflanzen bilden nur eine Saftwurzel aus (**154**). Nach Rimbach (146)[1]) bleiben die Wurzeln länger als 1 Jahr, meist $1^1/_2$ Jahre am Leben, sodaß gewöhnlich 3 Reihen von Wurzeln übereinander gefunden werden, 2 Kreise im Sommer entstandener dicker und dazwischen ein Kranz dünner; im Herbst treiben die bis dahin unverzweigt gebliebenen dicken Wurzeln des letzten Frühjahrs Seitenwurzeln. Die im Frühjahr entstehenden dicken abwärts wachsenden Wurzeln veranlassen durch ihre allmähliche Verkürzung, indem sie an der senkrecht aufwärts wachsenden Grundachse ziehen, eine Abwärtsbewegung der Pflanze unter Beibehaltung der Richtung, und arbeiten damit dem Herauswachsen der Grundachse aus dem Boden als Folge ihrer jährlichen

---

[1]) Vergl. auch Rimbach, Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 17. 1899. S. 18—35.

Verlängerung entgegen. Die Kontraktion beträgt bis 30 % der Länge und kommt durch das innere Rindenparenchym zustande, während der zentrale Gefäßbündelstrang und die Außenrinde sich passiv verhalten; die Gesamtverkürzung einer Wurzel von 10 cm Länge kann etwa 1 cm betragen.

Der Stengel ist meist 10—30 cm hoch, dreikantig bis fast stielrund; an den vorspringenden Kanten liegen außerhalb des sehr schwachen mechanischen Ringes kleine Gefäßbündel in das grüne Assimilationsgewebe eingebettet, die größeren Gefäßbündel sind in kreisförmiger Anordnung dem Innern des Stengels genähert. Dieser wird bei Verlust des Turgors sofort ganz schlaff.

Die Blätter kehren ihre dunkle, grüne und glänzende Unterseite nach oben, die blassere Oberseite nach unten (vergl. S. 366), sind 2—5 cm breit und besitzen einen deutlich ausgegliederten, 5—20 cm langen Blattstiel. Die Umdrehung des Blattes kommt entweder dadurch zustande, daß sich der Blattstiel nicht, wie es die Regel wäre, nach dem Rücken seiner Scheide, sondern gerade umgekehrt nach vorn biegt, sodaß also der Stiel des unteren Blattes sich mit dem zu derselben Achse gehörigen Blütenstengel kreuzt; oder häufiger dadurch, daß sich der Blattstiel um seine eigene Achse dreht. Meistens beträgt diese Drehung 180^{0}, seltener nur 90^{0}, wobei dann der übrige Teil der Drehung durch den unteren Teil der Spreite ausgeführt wird; hin und wieder dreht sich der Blattstiel sogar um 520^{0}, also um $1\frac{1}{2}$ Kreise. Auf der dem Lichte zugewandten Seite der Spreite ist ein deutliches Palissadengewebe ausgebildet; daß seine Differenzierung nicht auf einen direkten Einfluß des Lichtes zurückzuführen ist, sondern auf einer erblich fixierten Eigentümlichkeit der Art beruht, wird dadurch bewiesen, daß die Ausbildung dieses Gewebes schon im jungen Blatte vor Beginn der Drehung erfolgt[1]). Nach der Ansicht von Stahl hat die Umwendung der Blätter den Nutzen, daß durch die mechanischen Eigenschaften des tordierten Blattstieles der Anprall der Regentropfen abgeschwächt wird. Die anatomische Verlagerung der Gewebe auf der Ober- und Unterseite der Spreite erstreckt sich (nach **37**) nicht auf die Gefäßbündel, die völlig normal orientiert sind. Die Epidermis der beiden Blattseiten ist wesentlich verschieden gebaut (**154**, S. 194); während die morphologische Unterseite (Fig. 248, 9) langgestreckte, fast rechteckige Zellen und keine Spaltöffnungen aufweist, wird die Epidermis der morphologischen Oberseite aus Zellen mit stark gewellten Längs- und Querwänden gebildet und führt zahlreiche Spaltöffnungen (Fig. 248, 8) (vergl. **87**, **154** und Caspary)[2]). Eine buntblätterige Form mit weißen Streifen fand Maly (4. S. 155).

Der Blütenstand ist am Grunde von der weißlichen dünnhäutigen Hülle umgeben, die ihn in der Jugend ganz umschließt (Fig. 247, 2) und sich dann in 2 oder 3 Klappen, oft nicht ganz bis zur Basis, teilt, die so lang oder länger als die ausgewachsenen Blütenstiele, eiförmig-länglich und zugespitzt sind und nach ihrer Trennung voneinander bald verschrumpfen. Solange der orthotrope Blütensproß sich in der Erde befindet, ist er von dem langen weißen schlauchförmigen Niederblatte geschützt, die im Innern befindliche Infloreszenz wird nicht von Laubblättern umgeben, sondern liegt, ähnlich wie bei *Convallaria*, seitlich dem unten zusammengerollten Laubblatt an; doch nicht dieses bildet den Schutz des jungen Blütenstandes nach dessen Hervortreten aus dem Niederblatt, sondern die speziell angepaßten Hochblätter der Hülle, die im geschlossenen Zustande kegelförmig und ziemlich steif ist (**210**, S. 47). Über die Stellung der Hüllblätter s. oben S. 462.

---

[1]) Ch. Musset, Influence prétendue de la lumière sur la structure anatomique de l'Ail d'ours. Bull. Soc. Bot. de France. Bd. 31. 1881. S. 33.

[2]) R. Caspary, Über das Blatt von Allium ursinum. Flora 1859. S. 139 f.

Die Blüten, die nach Schablowsky bei den Abchasiern zur Heilung von Wunden verwendet werden sollen, sind zu wenigen bis über 20 zu einem wegen der verschiedenen Länge der Blütenstiele flach doldenförmig erscheinenden Blütenstande vereinigt; die bis zu 2 cm langen Blütenstiele haben an ihrem Grunde keine Hochblätter. Die länglich-lanzettlichen, spitzen oder stumpflichen Perigonblätter sind von rein weißer Farbe. Die pfriemlichen Staubblätter sind etwa halb so lang wie die Perigonblätter und nur ganz am Grunde etwas miteinander verbunden. Der Fruchtknoten ist niedergedrückt-kugelig und 3lappig, der Griffel fadenförmig und so lang oder etwas länger als die Staubblätter. Im leitenden Gewebe des Griffels ist (nach 75) Kollenchym enthalten. — (G.)

Die Blüten entwickeln sich im Mai bis Anfang Juni. Sie stehen auf graden, 15—20 mm langen Stielen aufrecht oder schräg in dem doldenähnlichen Blütenstand, der niemals Zwiebelchen enthält. Die Blüten breiten ihre weißen, 10 mm langen und 2 mm breiten Perigonblätter fast sternförmig aus und sind protandrisch (Fig. 249 A). Die pfriemlichen Staubblätter sind untereinander gleich, etwa $6^1/_2$ mm lang, wovon $1^3/_4$ mm auf die noch geschlossene gelbe Anthere kommen.



Fig. 249. *Allium ursinum.*
A Zwitterblüte im Anfangsstadium der Anthese: Narbe noch nicht entwickelt, 3 Antheren der inneren Staubblätter aufgesprungen, 2 Perigonblätter und 1 inneres Staubblatt entfernt. B Weibliche Blüte nach Wegnahme von 2 Perigon- und 2 Staubblättern. 4 : 1. (Orig. K.)

Wenn die Blüte aufgeht, ist der auf dem grünen Fruchtknoten stehende weiße Griffel erst 2 mm lang und narbenlos, aber auch die Antheren öffnen sich erst einige Zeit nachher; zuerst springen einzeln nacheinander die des inneren, dann ebenso die des äußeren Kreises auf, wobei sie ihre mit Pollen bedeckte Seite mehr oder weniger nach oben wenden. Inzwischen verlängert sich der Griffel auf eine Länge von 6 mm und entwickelt seine Narbe noch ehe die Antheren verwelkt sind; schließlich biegt er sich, wenn Insektenbesuch ausgeblieben ist, etwas seitwärts gegen die noch Pollen enthaltenden Antheren, sodaß spontane Autogamie eintreten kann. Der Nektar wird, wie in der Gattung auch sonst, in Septalnektarien abgesondert, und sein Erguß nach außen erfolgt (nach 164) in Gestalt kleiner runder Tröpfchen, welche herabfließen und sich im Winkel zwischen der Basis des Fruchtknotens und der inneren Filamente ansammeln; die Nektarien selbst stimmen in ihrem Bau mit denen von A. *sphaerocephalum* überein. Der gegen Regen nicht geschützte Pollen ist (nach **112**) gegen Nässe sehr widerstandsfähig. Bisweilen kommen in gynodiöcischer Verteilung Blütenstände mit lauter weiblichen Blüten vor (bei Hohenheim), die etwas kleiner als die zwitterigen sind, auf etwas kürzeren Stielen stehen und verkümmmerte Staubblätter enthalten (Fig. 249 B). Als Besucher wurden Honigbienen, *Bombus pratorum*, mehrere *Musciden* und *Dolichopodiden* beobachtet; die Hummeln,

welche sehr rasch den Nektar aufsaugten, mußten dabei in älteren Blüten immer mit der einen Seite ihres Kopfes die Narbe, mit der entgegengesetzten Antheren berühren und bewirkten also regelmäßig Fremdbestäubungen. (**142**, **10**, K.) — (K.).

Die Frucht setzt sehr reichlich Samen an und ist eine tief 3furchige Kapsel.

53. Allium chamaemoly L. Dünen-Lauch.

Diese Art ist durch einen stark verkürzten Blütenstiel, der den Blütenstand nur 1—3 cm hoch über den Erdboden hebt, ausgezeichnet. Sie wächst meist auf trocknen Grasplätzen, an Abhängen und Wegen, besonders in jener eigenartigen Strauchvegetation des Mittelmeergebietes, die von vielen Schrift-

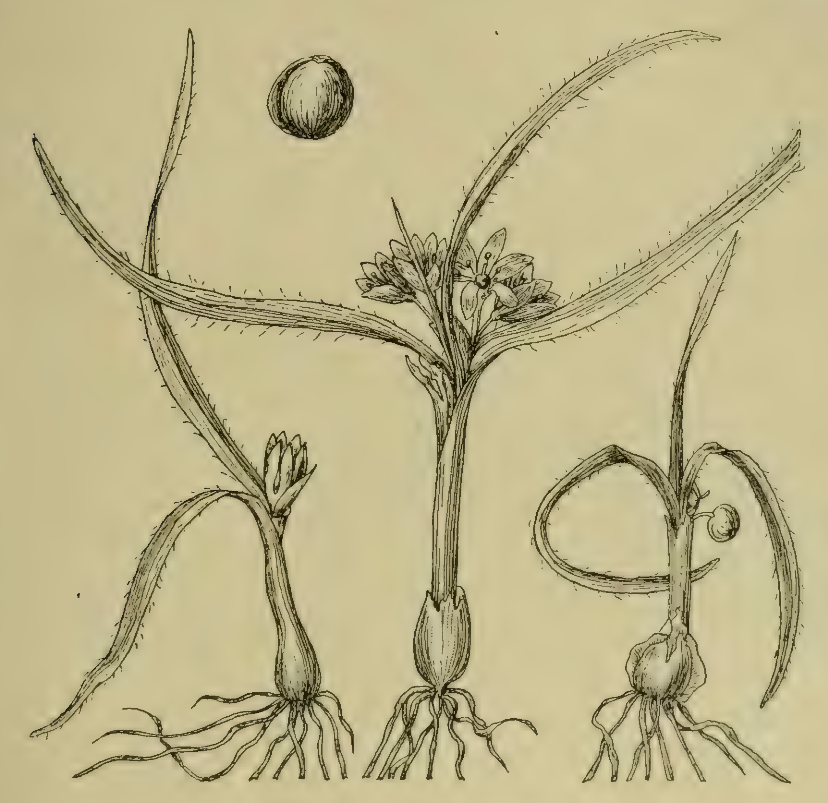


Fig. 250. *Allium chamaemoly.*
Habitusbilder dreier Pflanzen, rechts eine fruchttragende, 1 : 1.
Oben eine Frucht, 3 : 1. (Nach Reichenbach.)

stellern als Felsheide bezeichnet wird, ökologisch aber mit der Heide wenig gemein hat und, wie ich schon öfter betonte, den Steppen zuzurechnen ist, wie alle den Macchien verwandten Formationen. Mit *A. chamaemoly* wachsen in derselben Formation (nach 12, S. 161) *Allium moschatum*, *A. pallens*, *A. sphaerocephalum*, *A. paniculatum* und *A. subhirsutum* nebst 33 andern Zwiebel- und Knollengewächsen. Willkomm (198, S. 274) beobachtete die Art in großen Mengen auf Weidetriften mit *Arisarum*, mit dem sie gleichzeitig schon um Weihnachten zu blühen begann. In unserm Gebiet ist *A. chamaemoly* nur sehr wenig

verbreitet, es erreicht noch den südöstlichsten Zipfel in Südistrien und auf den dazu gehörigen Inseln. Im Südwesten nähert es sich in der Provence den Grenzen des Gebietes und ist sonst noch in den Mittelmeergegenden von Südfrankreich über die Balearen, Spanien und Italien bis zur Balkanhalbinsel und Nordafrika verbreitet.

Die Zwiebel ist 1—1,5 cm lang und bis gegen 1 cm dick, eiförmig bis länglich; ihre äußeren Häute sind braun bis rot- oder graubraun, derb und zerbrechlich und von zahlreichen kleinen Löchern durchscheinend, die inneren weißlich und durchscheinend. Solche netzgrubigen Häute, wie sie auch bei *A. roseum*, *A. subhirsutum* und *A. neapolitanum* vorkommen, und die beinhart sind, besitzen (nach 11) in der Oberhaut große, stark verdickte Sklerenchymzellen und auf ihrer Innenseite Spaltöffnungen. Die Gruben entstehen dadurch, daß die Innenwände der Sklerenchymzellen stark verdickt und mit zahlreichen Tüpfelkanälen durchzogen, die Außenwände aber nicht verdickt sind; diese zerfallen bald so vollständig, daß das Lumen geöffnet wird. Die alten abgestorbenen Häute sind an ihrer Spitze mit 5—6 Zähnen schwach geöffnet und zeigen am Grunde eben so viele feine Längsspalten. In allen wesentlichen Punkten des morphologischen Aufbaues verhält sich die Zwiebel anscheinend so wie die genauer bekannte von *A. moly*; unterhalb der feinen Hüllen ist sie von einer derben lederartigen, nicht sehr verdickten Schutzhülle umgeben, die ihrerseits das dicke fleischige, oben in eine ringförmige, fast halsartige Mündung ausgehende Nährblatt umschließt. Zur Blütezeit war in dem Kanal des Nährblattes am Grunde ein ganz kleines Knöspchen erkennbar, welches auch zur Fruchtzeit nicht viel größer geworden war; die äußere lederartige Hülle zeigte sich jetzt bereits deutlich feinwarzig.

Der kurze Stengel wird ganz von den Blattbasen bedeckt; die Blätter sind in der Zahl von 2—3 vorhanden, von breit-linealischer bis linealisch-lanzettlicher Gestalt, allmählich zugespitzt, meist 5—6 mm breit und etwa 10, seltener bis 15 cm lang. Über ihrer Scheidenöffnung, also am Grunde des Blütenstandes, ist die säbelförmig oder bis halbkreisförmig gebogene Spreite seitlich so stark abgebogen, daß sie sich mehr oder weniger dicht dem Erdboden auflegt, und hierdurch erhält die Pflanze mit ihren dem Boden fast aufsitzenden Blüten eine Tracht, wie man sie in Steppenformationen des Orientes bei Arten von *Colchicum*, *Ornithogalum* u. a. öfter findet, wie sie aber in der mitteleuropäischen Flora selten ist. Sehr auffallend sind die Blätter durch ihre Behaarung, da sie entweder auf der ganzen Fläche oder wenigstens an den Rändern mit zerstreuten langen Wimperhaaren besetzt sind.

Der Blütenstand ist am Grunde von einer einklappigen Hülle umgeben, die durchscheinend häutig, am Grunde trichterförmig zusammengezogen ist und in 3—4 eiförmige zugespitzte Abschnitte ausläuft. Da sie etwa die Länge der Blütenstiele hat, so werden diese von ihr eingehüllt und die meist 2—6 Blüten ragen bukettartig aus ihr hervor. Ihre Stiele haben etwa die doppelte bis dreifache Länge des Perigones; dessen Blätter sind weniger als 10 bis fast 20 mm lang, länglich-linealisch, stumpf, von auffallend dünnhäutiger Beschaffenheit und weiß mit rötlichem Mittelstreif. Die aus eiförmigem Grunde pfriemlichen Staubfäden sind nur etwa halb so lang wie die Perigonblätter und mit diesen sowie untereinander am Grunde verbunden. Der Fruchtknoten ist niedergedrückt-kugelig, der Griffel fadenförmig. — (G.)

Die Pflanze kommt im Februar bis März, oft schon im Januar zur Blüte und bringt dann einen aus wenigen bis zahlreichen Blüten bestehenden zwiebellosen Blütenstand dicht über dem Erdboden hervor, dessen meist 10—20 mm lange, am oberen Ende verdickte Blütenstiele von der trichterförmigen häutigen Hülle umschlossen werden. Die weißen, nach Honig duftenden Blüten sind ab-

weichend von fast allen andern *Allium*-Arten protogynisch mit der Möglichkeit spontaner Selbstbestäubung. Ihre weißen, mit einem rötlichen Mittelstreif versehenen Perigonblätter waren an den untersuchten Exemplaren nur 7—8 mm lang und breiten sich während des ersten Blütenstadiums, in dem die Blume aufwärts gerichtet ist, trichterförmig auseinander. Der Griffel ist jetzt bereits ausgewachsen und besitzt eine empfängnisfähige Narbe, die mitten innerhalb des Blüteneinganges steht; die Staubblätter legen sich jetzt dem Perigon an und ihre Antheren sind geschlossen. Später neigen sich alle Staubblätter gegen die Blütenmitte, die Antheren springen auf, bedecken sich ringsum mit gelbem Pollen und bilden miteinander dicht über die Narbe einen Knäul in der Mitte des Blüteneinganges. Insekten, welche die Blüten besuchen — es wurden zahlreiche kleine Insekten beim Nektarsaugen beobachtet — müssen in jungen Blüten die Narben, in älteren den Pollen streifen und regelmäßig Allogamie veranlassen. Wenn Insektenbesuch ausbleibt, so krümmt sich schließlich der Blütenstiel bogig nach abwärts und drückt die Blüte mit einer Seite auf den Boden; hierdurch werden Perigonblätter und Staubblätter verschoben, ein Teil des Pollens fällt auf die unteren Perigonblätter, und der Griffel neigt sich so weit nach abwärts, daß seine Narbe entweder mit abgefallnem Pollen oder mit einer noch Pollen enthaltenden Anthere in Berührung kommt und also spontan belegt wird. Die Absonderung und Bergung des Nektars erfolgt wie bei den übrigen *Allium*-Arten. (95).

Die junge Frucht wird durch eine karpotropische Biegung ihres Stieles abwärts bewegt; sie entwickelt sich zu einer etwa 5 mm langen, ganz kugeligen oder am Grunde etwas erweiterten Kapsel. Die ziemlich flachen Samen sind schwarz, 2 mm lang, eiförmig, kantig mit vertieften Seitenflächen. — (K.)

54. Allium moly L. Gold-Lauch.

Die durch ihre ansehnlichen goldgelben Blüten auffallende Art wird von Loew als ausgesprochen hygrophil bezeichnet; ihre Standorte sind buschige Abhänge und Wälder, im südlichen Mittelmeergebiet besonders feuchte Schluchten u. ä. (198, S. 280). Das wilde Vorkommen reicht in den südwestlichen Alpen bis an die Grenzen unseres Gebietes heran, in ihm selbst wird die Pflanze nicht selten als Zierpflanze kultiviert und verwildert bisweilen, sogar noch in Thüringen, wie es auch in Frankreich der Fall ist. Wild wachsend kommt sie in Südfrankreich und auf der ganzen iberischen Halbinsel, verwildert auch sonst noch im Mittelmeergebiet vielfach vor; A. Petit[1]) betrachtet sie als ein altes Relikt.

Die Zwiebel (87, S. 7; Loew Manuskr.) ist etwa 2,5 cm lang, 2 cm dick, kugelig-eiförmig und meist von zahlreichen oder auch wenigen Nebenzwiebeln umgeben. Ihre äußeren 1 oder 2 abgestorbenen, grauen und derben Häute sind meist nicht zerspalten, aber an der Oberfläche unregelmäßig runzelig (Fig. 251 4) oder auch löcherig; sie umschließen ein dickes fleischiges und sehr saftiges Nährblatt, welches den größten Teil der Zwiebel ausmacht und in seinem Innern von einem engen Kanal durchzogen ist, der an seinem Grunde das zur Blütezeit etwa 2 mm lange Knöspchen erkennen läßt (Fig. 252, 3 u. 4). Gegen den Herbst erscheinen am Grunde des Nährblattes Wurzeln in nicht großer Zahl, die sich ziemlich stark verlängern, aber nur hie und da verzweigen. Zu gleicher Zeit beginnt das Knöspchen zu wachsen, und im Frühjahr tritt es nach erheblicher, durch die beginnende Aufzehrung des Nährblattes verursachter Erweiterung des Kanales über den Hals des Nährblattes heraus. Das erste Blatt ist ein scheidenförmig geschlossenes, sehr fleischiges Niederblatt, darauf folgen 2 Laubblätter mit häutiger Scheide, deren Spreiten anfangs von rechts nach links

[1]) Bull. Soc. Sci. de l'Aude. Carcassonne. Bd. 7. 1896.

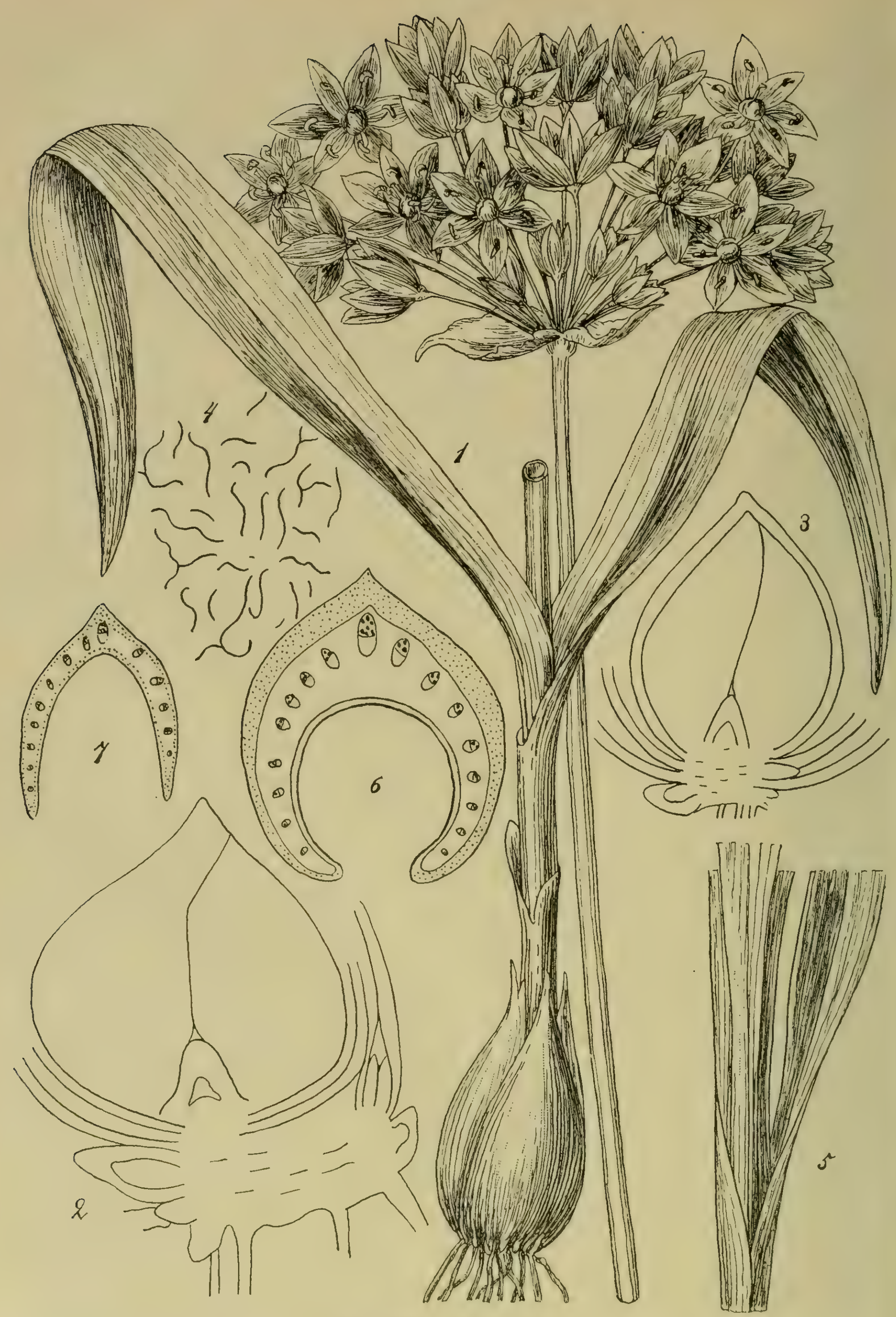


Fig. 251. *Allium moly.*

1 Habitusbild, 1:1. 2 Längsschnitt durch eine Zwiebel mit starker Nebenzwiebelbildung, 3:1. 3 Längsschnitt durch eine schwächere Zwiebel, 3:1. 4 Runzelungen der Zwiebelhaut, stärker vergr. 5 Scheidemündung des Blattes, schwach vergr. 6 Querschnitt durch den oberen Scheidenteil des Blattes, ca. 10:1. 7 Querschnitt der Blattfläche über der Scheidenmündung, ca. 5:1. (1 z. T. nach Reichenbach, das übrige Orig. Loew.)

eingerollt sind. Die Scheide des inneren umschließt den jungen Blütenstand (Fig. 252, 5 u. 6), an dem bereits die Hülle sichtbar ist; ihr unterstes, größtes Blatt alterniert mit dem oberen Laubblatt. Sowohl in der Achsel des Niederblattes wie in denen der Laubblätter entwickeln sich bald Knospen (Fig. 251. 2), deren oberste zur Hauptknospe, zur Verjüngungszwiebel, wird. An ihr erkennt man schon vor der Blütezeit 1 oder 2 zwar ziemlich saftige, aber nicht sehr dicke Scheidenblätter und darauf folgend ein auffällig stärker verdicktes Blatt, in dessen Scheidenhöhle schon wieder ein Knöspchen sichtbar ist. Die beiden andern Knöspchen, bezw. die aus ihnen hervorgehenden Zwiebeln zeigen denselben Aufbau, sind aber erheblich schwächer; die kleinste pflegt die in der Achsel des unteren Laubblattes zu sein. Während

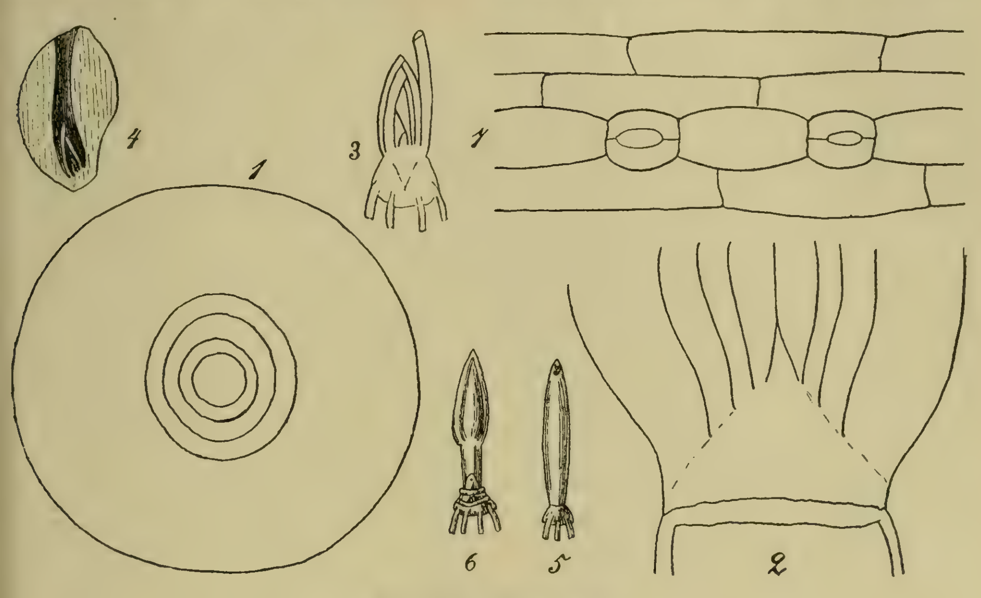


Fig. 252. *Allium moly.*

1 Querschnitt durch die Zwiebel, 3:1. 2 Längsschnitt durch den Zwiebelgrund, ca. 3:1. 3 Längsschnitt durch die Knospe einer blühfähigen Zwiebel, 1:1. 4 Längsschnitt durch eine Zwiebel bei Beginn des Wachstums, verkl. 5 Knospe Mitte Oktober, 1:1. 6 Junger Blütenstand aus der Knospe 5, etwas vergr. 7 Epidermis der Blattunterseite, stark vergr. (3—6 nach Irmisch, das übrige Orig. Loew.)

des Auswachsens der Laubblätter und des Blütenstengels wird das alte Nährblatt völlig ausgesogen und bei der Fruchtreife sind alle Teile der alten Zwiebel abgestorben; ihre Stelle wird von den 3 neuen Zwiebeln eingenommen; von den diesjährigen Laubblättern und dem Nährblatte bleiben nur geringe tote Reste übrig. Die oben erwähnten trocknen Häute der ruhenden Zwiebel werden durch das oder die beiden scheidenartigen Blattanlagen der jungen Zwiebel außerhalb des jungen Nährblattes geliefert. Jeder wohl ausgebildete Blütensproß (in der Achsel eines oberen Laubblattes) besteht demnach bis zum Absterben seines Muttersprosses aus 1 oder 2 bald vertrocknenden scheidenartigen Niederblättern und dem dickfleischigen jungen Nährblatt; in der nächsten Vegetationsperiode bildet er zunächst noch ein scheidenartiges Niederblatt, darauf 2 Laubblätter und den den Sproß abschließenden Blütenstengel. Die ganze Vegetation des ersten Sommers bleibt also bei diesem Sproß unterirdisch, während bei *A. ursinum* im ersten Vegetationssommer von dem später das Nährblatt darstellenden Blatte

eine grüne Spreite ausgegliedert wird. Der Grundachsenteil ist ziemlich kurz, aber deutlich, öfter ist nur noch derjenige Teil, an dem die Nebenzwiebeln sitzen, noch lebend. Die aus der Grundachse entspringenden Wurzeln fand Loew bis 11 cm lang und dünn; außer ihnen sah er auch, wenn auch nicht an allen Exemplaren, dicke abwärts gerichtete Saftwurzeln, die jedenfalls die gleiche Aufgabe wie bei *A. ursinum* haben (vgl. S. 462.)

Der Stengel ist meist 15—30 cm hoch und nur am Grunde in den Scheiden der beiden Laubblätter verborgen; nach der Beobachtung von Loew ist er über seinem Ansatz ganz bandartig flach. Sein Bastring geht nach Haberlandt aus dem Grundparenchym unter Bildung eines Meristemringes hervor. Die beiden Blätter sind lanzettlich, flach und schlaff und erreichen eine Länge bis zu 50 cm, ihre Spreiten sind von der Mitte nach beiden Seiten verschmälert und endigen in eine Spitze, in die auch die 2 oder 3 seitlichen Längsnerven jederseits einlaufen. Bei einem Blatte von 16 cm Scheidenlänge fand Loew die Spreite 38 cm lang und 3 cm breit, an einer andern Pflanze war das unterste Blatt 15 cm lang und 2,8 cm breit, das folgende 11 cm lang und 1,5 cm breit. Die Spaltöffnungen finden sich zahlreicher auf der Blattoberseite und liegen in jeder zweiten Längsreihe der Epidermiszellen mit Unterbrechung durch je eine länglich-ovale Zelle (Fig. 252, 7); auf der Blattunterseite sind die Spaltöffnungen führenden Längsreihen durch mehrere Reihen spaltöffnungsfreier Epidermiszellen unterbrochen; die Spaltöffnungen der Oberseite zeigen fortsatzartig in die tonnenförmigen Epidermiszellen hineinragende Zellhautfalten. Die Blattscheiden sind in ihrem obersten Teile offen (Fig. 251, 5); soweit sie dem nächsten Blatte oder dem Blütenstengel anliegen, führen sie nur an ihrer Außenseite grünes Assimilationsgewebe, während an den Spreiten solches auf beiden Seiten vorhanden ist (Fig. 251, 6 u. 7). In beiden Blatteilen sind die Gefäßbündel in einer Lage etwa in der Mitte eingebettet.

Am Blütenstand (Fig. 251, 1) befindet sich eine meist 2klappige, durchscheinend häutige Hülle von der ungefähren Länge der Blütenstiele und weißlicher bis bräunlicher Färbung. Ihre eiförmigen spitzen Klappen spreizen sich zur Blütezeit meist wagerecht ab, deshalb stellen sich die seitlichen Blüten des ziemlich reichblütigen Blütenstandes auch nach den Seiten und der Blütenstand bekommt einen halbkugeligen Umriß. Die Blütenstiele sind 1—3 cm lang in demselben Blütenstande, die inneren oft anfangs kürzer als die Blüten. Die lebhaft gelben ansehnlichen Perigonblätter, denen die Pflanze ihre Beliebtheit als Zierpflanze verdankt, sind ca. 10 mm lang, länglich-elliptisch, stumpflich oder spitzlich, bis zum Grunde ganz frei und auch mit den am Grunde wenig verbreiterten Staubfäden, die mit ihrer pfriemlichen Spitze etwas über die Mitte der Perigonblätter reichen, nicht verbunden. Die Spannungserscheinungen in den Perigonblättern hat Dufour[1]) untersucht. Nach der Blütezeit bleiben sie, indem sie strohartig vertrocknen, erhalten und werden durch die im Mittelnerven auftretenden Spannungen an den Fruchtknoten angedrückt. Der Fruchtknoten ist niedergedrückt-kugelig, der Griffel überragt die Staubblätter in der Regel nicht. Zalewski beschrieb[2]) die Kernteilung in den Pollenmutterzellen, Strasburger[3]) untersuchte die Pollenentwicklung, Biourge[4]) die Pollenkörner.

Die Bestäubungseinrichtung der im Juli zur Entwicklung kommenden Blüten ist nicht untersucht. Die rundliche Kapsel ist größer als die von *A. chamaemoly*. — (G.)

[1]) J. Dufour, Etudes d'anatomie et de physiologie végétale. 1882.

[2]) A. Zalewski, Über die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen einiger Liliaceen. Bot. Zeitung. Jahrg. 40. 1882. S. 467.

[3]) Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl.

[4]) Th. Biourge, Recherches morphologiques et chimiques sur les grains de pollen. La Cellule. Bd. 8. 1892. S. 45—80.

55. Allium roseum L. Rosenroter Lauch.

Die Art wächst meist an ziemlich trocknen Stellen, vorzugsweise an Ackerrändern, auf steinigen Plätzen und an Abhängen. Sie gehört zu den echten Mediterrantypen, dringt aber (12, S. 82) mit anderen Angehörigen dieser Flora, wie *A. margaritaceum* und *A. tenuiflorum*, mitunter ziemlich weit in das Areal der Binnenlandflora ein und steigt auch (198, S. 207) in die Bergregion auf. In unserm Gebiet findet sie sich nur in Friaul, dem österreichischen Küstenland und Istrien mit seinen Inseln; sonst bewohnt sie das ganze Mittelmeerbecken von Südwest- und Südostfrankreich bis nach Portugal, Nordafrika und Vorderasien.

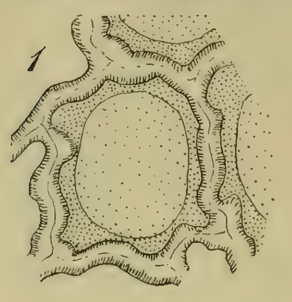


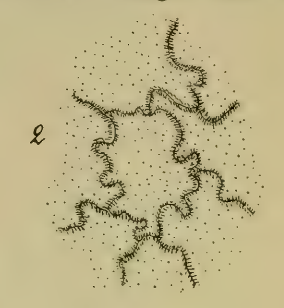
Fig. 253.
Allium roseum
Habitusbild mit vergr. Blüte und vergr. Pistill.
(Nach Reichenbach.)

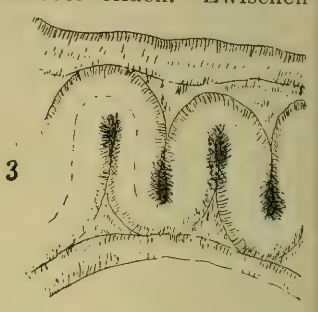
A. roseum besitzt eine eiförmige Zwiebel, die an kräftigen Exemplaren bis 25 mm lang und etwa 17 mm dick werden kann, und die fast stets von zahlreichen, oft kranzförmig angeordneten Nebenzwiebeln umgeben ist. Von ihren abgestorbenen Häuten sind die inneren weißlich, die äußeren grau bis bräunlich und von krustiger und feinlöcheriger Beschaffenheit. Es liegen hier nach Baldrati (11) ähnliche anatomische Verhältnisse (Fig. 254) vor wie bei *A. chamaemoly*; er fand 7—8 hintereinander liegende Zwiebelhäute erhalten, deren Härte sich von außen nach innen verminderte. Jede der harten Häute, der Reste der Speicherblätter, wechselt mit einer dünneren Haut, der Scheide eines Laubblattes, ab.

Den morphologischen Aufbau der Zwiebel (Fig. 255) fand Loew (Manuskr.) folgendermaßen. Von außen sieht man am Zwiebelgrunde unter den dünnen Häuten die Nebenzwiebeln durchscheinen, die meist nicht unter der äußer-

sten, sondern fast regelmäßig erst unter den folgenden Häuten liegen; in einem besonders typischen Fall fanden sich unter der zweiten Haut 4 nebeneinander liegende, eben so viele dichter gedrängte unter der dritten und noch 2 unter der vierten. Löst man sie ab, so wird der Blütenstengel frei, neben dem in normaler Weise in der Achsel der obersten dünnhäutigen Schuppe, die sicher den Grund eines vorjährigen Laubblattes darstellt, die Hauptzwiebel zu finden ist. An ihr bemerkt man 2, seltener 3, hohle, die ganze Zwiebel umgebende, einander gegenüberstehende, ziemlich dünne Niederblätter, die in derbe Spitzen auslaufen; es sind die, welche später die derbe und krustige Hülle der Zwiebel bilden. Zwischen







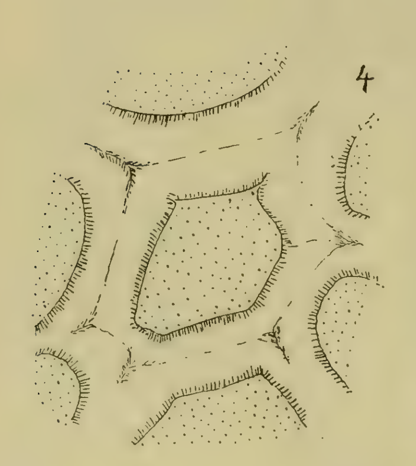


Fig. 254. *Allium roseum.*
1 Tangentialschnitt aus einer ausgewachsenen Zwiebelhaut; 2 ebensolcher aus einer ganz jugendlichen Zwiebelhaut; 3 Wandung einer sklerotischen Zelle; stark vergr. 4 Schema der Tangentialansicht von 1. (Nach Baldrati.)

ihren Spitzen ragt die Spitze des eigentlichen Speicherorganes hervor, nämlich 2 dickfleischige Blätter, die später wahrscheinlich in Laubblätter auswachsen. Innerhalb der beiden Speicherblätter liegt ein gleichfalls fleischiges Knöspchen, dessen späteres Verhalten nicht ganz sicher ist. Hin und wieder beobachtet man kräftige Zwiebeln, die 2 Blütenstengel treiben und für die Beurteilung des Aufbaues des ganzen Sproßsystems interessante Verhältnisse zeigen (Fig. 255, 4—6). Eine solche Pflanze besaß 6 Laubblätter, in deren Achseln die z. T. schon recht entwickelten, flachgedrückten Nebenzwiebeln, sogar noch innerhalb des vierten, vorhanden waren. Die weite Scheide des 5. Laubblattes umfaßte mit ihrem Grunde ein zwiebelartiges Gebilde, aus dessen oberem scheidenartigen Stück die beiden Blütenstengel und das 6. Laubblatt herausragten. Die Scheide dieses 6. Blattes umgab den zweiten, in seiner Entwicklung noch sehr hinter dem ersten zurückgebliebenen Blütenstengel nebst einer Zwiebel, der in der Achsel des obersten Laubblattes entstandenen Haupt-(Verjüngungs-)Zwiebel. Das oberste Laubblatt gehörte der zweiten Achse an, die einen Seitensproß des im ersten Blütenstengel endigenden Hauptsprosses darstellte und war das einzige Laubblatt dieses sekundären Sprosses. Neben dem Hauptstengel stand nur eine flachgedrückte Nebenknospe, die sicher ursprünglich von der Hauptachse angelegt, aber zur Seite gedrückt worden war. Die ausgebildete Hauptknospe war etwa 10 mm lang und 6—8 mm breit, außen von den beiden teilweise miteinander verbundenen

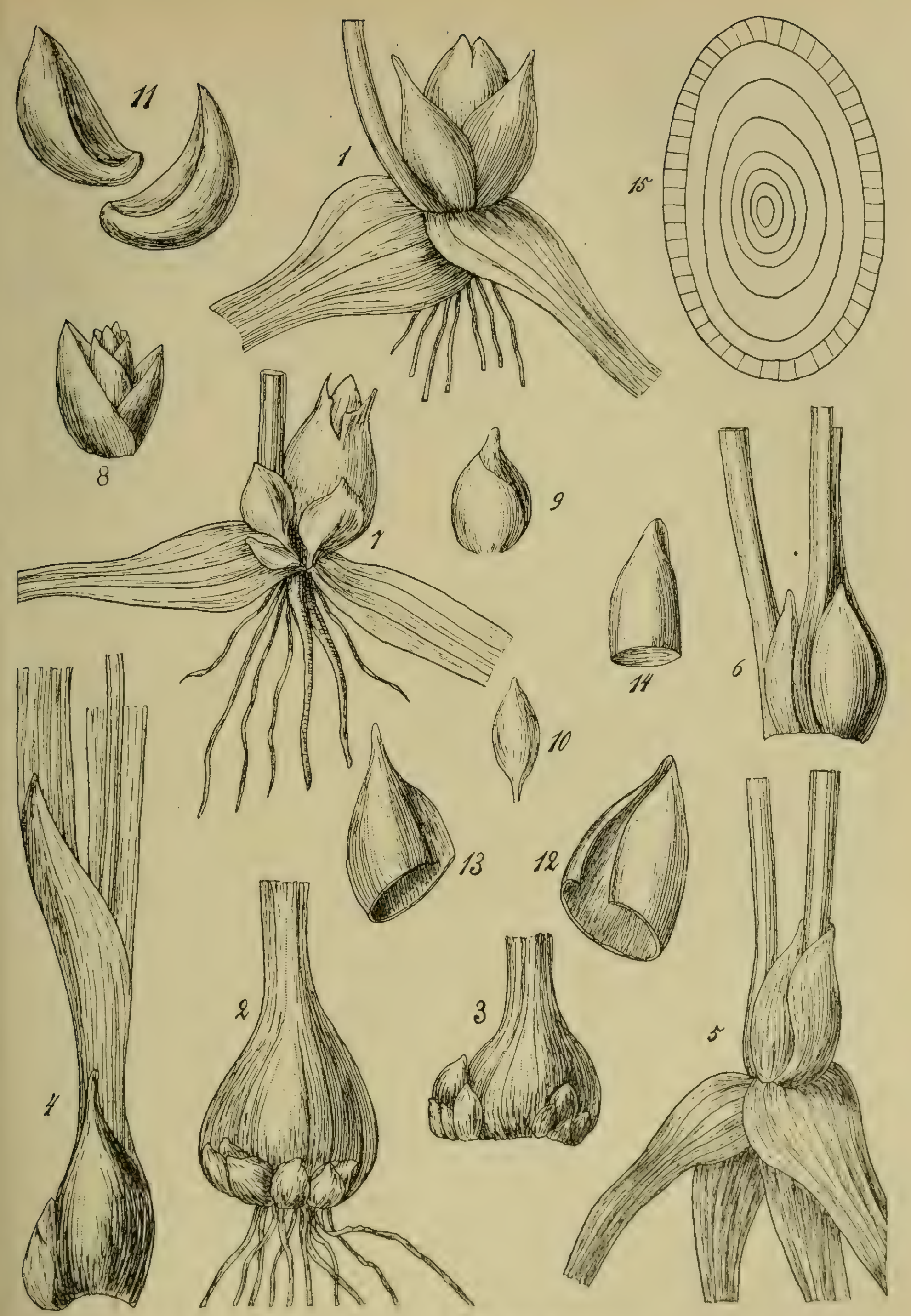


Fig. 255. *Allium roseum.*

1 Blühende Zwiebel mit Verjüngungsknospe nach Wegnahme der Zwiebelhäute, 2 : 1. 2 Zwiebel mit Nebenzwiebeln, 2 : 1. 3 Dieselbe von der Seite gesehen, 2 : 1. 4 Exemplar mit 2 Blütenstengeln und 1 Nebenzwiebel, 1 : 1. 5 Dasselbe nach Wegnahme der äußeren Häute, 1 : 1. 6 Dasselbe geöffnet, zeigt die Verjüngungs- und Nebenzwiebel, 1 : 1. 7 Verjüngungszwiebel mit mehreren Nebenzwiebeln, 2 : 1. 8 Junge Nebenknospe mit den schuppenartigen Niederblättern, stärker vergr. 9 Knospe der Verjüngungszwiebel, an der aus dem äußeren Blatt die Spitze des zweiten ragt, ca. 3 : 1. 10 Gestielte geschlossene Nebenzwiebel ca. 3 : 1. 11 Zwei Niederblätter aus 8, ca. 5 : 1. 12 14 Blätter von 9, ca. 4 : 1. 15 Querschnitt durch eine ausgewachsene Zwiebel, 1 : 1. (Orig. Loew).

äußeren Schutzhüllen umgeben, und in diese war das erste Speicherblatt (Fig. 255, 14) eingeschlossen; es war etwa 6 mm lang, 3 mm dick und schien oben eine Spreitenanlage zu besitzen.

Die Nebenzwiebeln zeigen, wenigstens in ihrer Jugend, einen recht einfachen Bau. Sie beginnen nach Loew ebenfalls mit 2 Niederblattschuppen (Fig. 255, 8 u. 9), und auch ihre inneren Teile bestehen nur aus 5 oder 6 fleischigen schuppenartigen Niederblättern. Solange die Nebenzwiebeln noch innerhalb der Blattscheiden sitzen, sind sie nicht geschlossen, sondern ihre Scheiden sind ganz offen, sodaß sie mehr oder weniger spreizen (Fig. 255, 8); die großen werden bis 13 mm lang und fast 10 mm breit, sind aber infolge der 2zeiligen Stellung der Schuppenblätter flach; die innerste Nebenzwiebel ist oft so lang wie die Hauptknospe, aber sehr viel dünner und flacher.

Die Wurzeln sind ziemlich zahlreich, bis über 30, aber zur Blütezeit oft nur 4 cm lang; obwohl sie ziemlich dünn sind, zeigen sie z. T. deutliche Querrunzelung, sind also als echte Zugwurzeln anzusprechen. An den Nebenzwiebeln beobachtete Loew Wurzeln von nur 2,5 cm Länge. unter ihnen aber deutlich entwickelte dicke Saftwurzeln.

Der Stengel wird bis 50 cm hoch; bisweilen kommen, wie oben erwähnt, 2 Blütenstengel zur Ausbildung. An einer solchen kräftigen Pflanze fand Loew den Hauptstengel 48, den Nebenstengel 32 cm lang. Die Bätter sind an einem Sproß in wechselnder Zahl, nicht selten zu 5, an 2stengeligen Pflanzen bis zu 6 vorhanden; ihre Stellung ist nach Delpino 2zeilig. Sie haben eine breitlinealische bis linealisch-lanzettliche Form und sind meist bis 10 mm breit, oben in eine feine Spitze verschmälert, am Rande besonders unterwärts fein bewimpert, mitunter auch auf der Fläche behaart; es gibt auch schmalblätterigere Formen. An einem 3blätterigen Exemplar fand Loew die Scheide des längsten Blattes 7, seine Spreite 14,5 cm lang, an einem großen 5blätterigen Exemplar die von 13 Längsadern durchzogenen Spreiten bis 36 cm lang und 1 cm breit; an einer dritten Pflanze war das längste Blatt 37 cm lang und 15nervig, aber nur 6 mm breit.

Der Blütenstand (Fig. 253) wird von einer weißlich-häutigen einklappigen, seltener bis zum Grunde in 2 Stücke zerspaltenden Hülle umgeben, die sich oberwärts mit 3—4 breit-eiförmigen Lappen öffnet und fast stets länger bis 1½ mal so lang als die Blütenstiele ist. Sie hält die bis zu 15 und mehr beisammenstehenden Blüten wenigstens anfangs etwas zusammen, sodaß die Blüten zunächst aufrecht abstehen und der Blütenstand erst später breiter bis locker halbkugelig wird. Nicht selten entwickeln sich bei dieser Art Brutzwiebeln im Blütenstande, bei der typischen Form vereinzelt, bei der oft durch fleischfarbige Blüten ausgezeichneten var. *carneum* (Ten.) aber in größerer Anzahl, nicht selten bis zu 10; dann tritt die Zahl der Blüten zurück, und da deren Stiele am Grunde durch die zuletzt fast kugeligen oder sogar niedergedrückt-kugeligen Zwiebelchen getrennt werden, bekommt der Blütenstand eine lockere Form und die Blüten spreizen auseinander.

Die schönen großen Blüten (Fig. 253) machen *A. roseum* zu einer Zierde der Landschaft und von zahlreichen Exemplaren der Pflanze besetzte Hänge zur Frühjahrszeit sehr augenfällig. Die hochblattlosen dünnen Blütenstiele erreichen eine Länge von 3 cm, die etwa 1 cm langen Perigonblätter sind am Grunde frei, länglich-elliptisch bis eiförmig-lanzettlich; die Staubfäden sind an ihrem kurz verbreiterten Grunde etwas miteinander verbunden, ½ bis ⅔ mal so lang wie die Perigonblätter; der kleine, fast kugelige Fruchtknoten trägt einen an der Spitze kurz-3spaltigen Griffel. — (G.)

Die Blütezeit ist der April und Mai. Die in einer ansehnlichen lockeren Dolde stehenden Blüten sind zur Zeit der Anthese aufwärts bis horizontal ab-

stehend und besitzen keinen Duft. Die Blätter des Perigones sind ca. 10 mm lang, die äußeren 5,5, die inneren 4 mm breit und von rosenroter, sehr selten von weißer Farbe. Sie legten sich (im botan. Garten zu Freiburg i. B. an einem sonnigen Tage, 29. Mai 1912) trichterförmig bis glockig aneinander, werden sonst aber als sternförmig ausgebreitet beschrieben. Die Staubblätter haben weiße, nach oben verschmälerte Filamente mit goldgelben Antheren, die äußeren sind 7, die inneren 8 mm lang; der grüne Fruchtknoten ist 2 mm hoch, der Griffel weiß gefärbt. Die Nektarien zeigen (nach 164) denselben Bau wie bei *A. sphaerocephalum*, der von ihnen abgesonderte Nektar sammelt sich im Blütengrunde. Die Blüten sind schwach protandrisch; beim Aufgehen ist der Griffel zwar bereits ca. 4 mm lang, aber seine Narbe hat sich noch nicht entwickelt. Es springen zuerst die Antheren der 3 inneren Staubblätter auf, wobei sie aufrecht um das Pistill herum stehen oder sogar etwas nach innen neigen und ihre mit goldgelbem Pollen bedeckte Seite nach innen, später etwas nach oben wenden. Bald folgen die 3 äußeren Staubblätter, die sich ebenso verhalten. Auch der Griffel streckt sich bald auf eine Länge von etwa 6 mm und hat ungefähr zu der Zeit, nachdem sich die Antheren der inneren Staubblätter geöffnet haben, seine Narbenpapillen entwickelt. Bei der sehr geringen Entfernung der Narbe von den Staubbeuteln wird spontane Autogamie häufig eintreten können, doch ist sie in aufrecht stehenden Blüten nicht selten dadurch erschwert, daß öfters die Narbe um ca. 1 mm über die Antheren der längeren (inneren) Staubblätter hinausragt. Die Blüten wurden (im Freiburger botan. Garten) von saugenden Honigbienen besucht. — (K.)

Die Frucht ist eine kugelige, kaum 5 mm lange Kapsel.

56. Allium triquetrum L. Dreikantiger Lauch.
57. A. neapolitanum Cir. Neapler L. 58. A. subhirsutum L. Haariger L.

Die beiden ersten Arten, an den großen Blüten und dem 3kantigen Stengel leicht kenntlich, werden auch (4, S. 159) zu einer Gesamtart zusammengefaßt und unterscheiden sich voneinander durch die Gestalt der Perigonblätter. *A. subhirsutum* gehört einem sehr vielgestaltigen Formenkreise an, der aber fast ausschließlich auf den Orient beschränkt ist und nur mit der genannten Art in 2 südeuropäischen Unterarten nach Europa hereinragt: die Stengel sind hier stielrund, die Blätter meist lang bewimpert.

A. triquetrum wächst an buschigen und steinigen Abhängen des Mittelmeergebietes, auch an Ackerrändern und auf wüsten Plätzen; Willkomm (198, S. 262) rechnet es zu den schattenliebenden Pflanzen, es finde sich besonders gern in dicht geschlossnen Beständen, in Spanien hauptsächlich in Begleitung von *Scilla monophylla* und *Luzula Forsteri*. Sein ursprünglicher Wohnbezirk reicht nur im äußersten Südwesten unseres Gebietes bis in dessen Nähe, doch wird es oft in Gärten angepflanzt und verwildert namentlich im Bereiche des Mittelmeergebietes. Wegen seiner schönen Blumen wird es neuerdings im ersten Frühjahr in großen Mengen in unsere Großstädte eingeführt und feilgeboten. Auch in England ist die Art eingebürgert, heimisch dagegen von Südfrankreich und der Riviera an durch die iberische Halbinsel und Italien: zweifelhaft bleibt ihr Indigenat für Griechenland.

A. neapolitanum ist dagegen noch in unserm Gebiet selbst heimisch, wo es im Mittelmeergebiet in Wäldern und Gebüschen, vorzugsweise unter Ölbäumen wächst und auch oft an kultivierten Orten zu finden ist; hier vielleicht manchmal als Gartenflüchtling, da es auch nicht selten angepflanzt wird. So ist die Ursprünglichkeit der meisten Standorte des Gebietes zweifelhaft, z. B. das Vorkommen bei Arco in Südtirol und bei Triest; sicher einheimisch ist dagegen die



Fig. 256. *Allium triquetrum.*

1 Habitusbild einer Pflanze mit zwei Blütenstengeln, 1 : 1. 2 Ebensolche nach Fortnahme der äußeren Hüllen und Blätter, mit Nebenzwiebeln, etwas vergr. 3 Austreibende Zwiebel, 1 : 1. 4 Hülle der Verjüngungszwiebel, ca. 2 : 1. 5 Knospe aus derselben, ca. 2 : 1. 6 Querschnitt durch eine ruhende Zwiebel, ca. 2 : 1. 7 Querschnitt durch eine blühende Zwiebel, ca. 2 : 1. 8, 9 Laubblätter aus der Knospe, 6 : 1. 10 Blütenteil, vergr. 11 Frucht, vergr. (1, 10, 11 nach Reichenbach, das übrige Orig. Loew.)

Art auf der istrischen Insel Lussin. Südöstlich außerhalb der Grenzen des Gebietes werden die Fundorte bald zahlreicher und im übrigen kommt die Art von Südfrankreich und der Riviera durch die iberische Halbinsel und Italien vor, erstreckt sich nach Osten durch die ganze Balkanhalbinsel bis nach Vorderasien und südlich das Mittelmeerbecken umfassend bis Nordafrika.

A. subhirsutum wächst an Zäunen, auf Weiden und trocknem Waldboden, wie die beiden vorigen Arten in der immergrünen Region des Mittelmeergebietes. Auf den Quarnero-Inseln ist es ein Bestandteil der immergrünen Buschformation, ferner charakteristisch für die Strandbestände der *Pinus halepensis* und des litoralen Eichenwaldes bezw. der Eichenbuschbestände, die meist hinter der Macchie des Strandes folgen; auch zu den Pflanzen der sog. Felsenheide wird es gerechnet (12). In den Gebirgen des Mittelmeergebietes steigt die Art bis 700 und 780 m auf (12). Bei uns ist ihr natürliches Verbreitungsgebiet äußerst gering: sicher wächst sie auf der istrischen Insel Lussin, aber bereits auf dem Festlande von Istrien, auf das sie nach Beck (12, S. 422) überhaupt nicht übertreten soll, ist sie mindestens sehr selten; Freyn [1]) gibt sie von Veruda an. Außerhalb des Gebietes ist sie von Südfrankreich und der Riviera über die drei Mittelmeerhalbinseln bis nach Cypern, Syrien, Palästina und Nordafrika bis nach Abyssinien verbreitet.

[1]) Österr. Botan. Zeitschr. Bd. 50. 1900. S. 256.

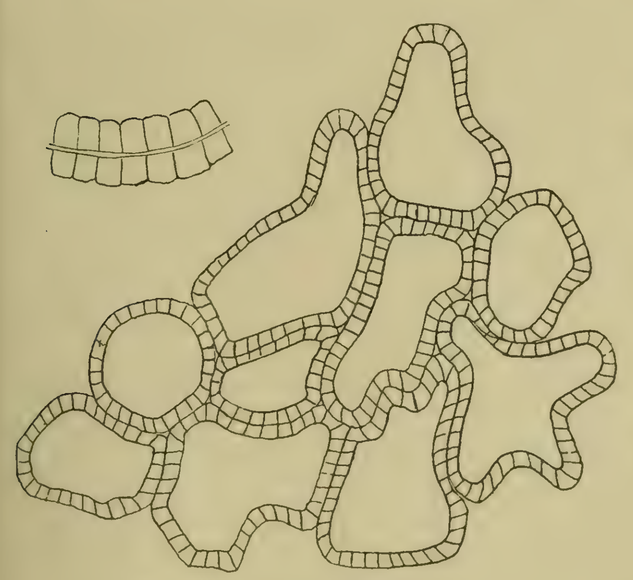


Fig. 257. *Allium triquetrum.* Sklerenchymzellen aus der Zwiebelhaut, vergr.; daneben ein Wandstück stärker vergr. (Orig. Loew.)

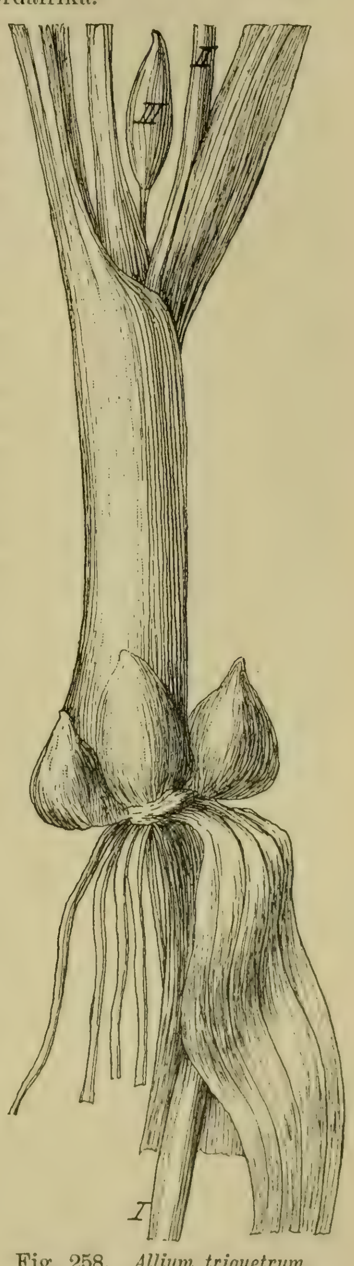


Fig. 258. *Allium triquetrum.* Aufbau eines 3stengeligen Exemplares, Blütenstengel I mit seinen Blättern abgeschnitten; etwas vergr. (Orig. Loew.)

Die Zwiebel von *A. triquetrum* (Fig. 256, 1—7) ist eiförmig bis länglich, etwa 1,5 cm lang und 1 cm dick, mit den alten Häuten bis 2 cm lang. Die Zwiebelhäute sind dick und etwas lederartig derb, aber durchscheinend weißlich, nur zuletzt werden sie schwärzlich und brüchig, ihre Oberfläche erscheint sehr schwach und ziemlich undeutlich kleingrubig-löcherig. Oft sind zahlreiche Nebenzwiebeln vorhanden. Nach Loew (Manuskr.) war das Nährblatt der Zwiebel zur Blütezeit ganz ausgesogen und zu einer derben Hülle geworden; das zweite Laubblatt besaß eine dem ersten ganz ähnliche Scheide, von der die Erneuerungsknospe und der Blütenstengel umfaßt wurden. In den meisten Fällen war nur eine Verjüngungsknospe von 9—13 mm Länge und 5—10 mm Breite vorhanden; einmal fanden sich zwei, die außen von einer 2spitzigen häutigen Hülle umgeben waren. Die Knospe zeigte das dicke fleischige Speicherblatt, die darin eingeschlossnen viel dünneren Laubblätter, den Blütenstengel und neben diesem die Verjüngungsknospe, also den normalen, für die *Allium*-Arten typischen Aufbau. Daß das Exemplar mit 2 Verjüngungsknospen eine 2stengelige Pflanze ergeben mußte, liegt auf der Hand; Loew fand aber sogar ein solches mit 3 Blütenstengeln, welches im März blühte. Der äußerste Stengel stand am Rande der Zwiebel und wurde von deren Hüllen nicht mehr umfaßt, war also aus einer vorjährigen Vermehrungsknospe hervorgegangen; unter den losgelösten Hüllen befand sich, schon frei und etwas abgebogen, eine Vermehrungszwiebel (Fig. 258). Innerhalb der beiden Laubblätter, die mit ihren Scheiden den ganzen Rest umschlossen, befand sich noch eine kräftig entwickelte Vermehrungszwiebel und der nächste (zweite) Blütenstengel, der am kräftigsten ausgebildet war, die meisten Blüten besaß und diese bereits geöffnet hatte, also als der eigentliche Hauptstengel anzusehen war (Fig. 258). Noch 2 Laubblätter umschlossen den letzten, dritten Blütenstengel mit ihren am Grunde auf 1,2 cm Höhe und 9 mm Breite zwiebelartig erweiterten Scheiden; unter der äußeren schimmerte wieder eine kräftige Vermehrungsknospe durch, in der Achsel des obersten Blattes stand die Verjüngungsknospe für die Hauptzwiebel; der Grund dieser inneren Scheide war sehr dünnhäutig und wenigaderig. Der morphologische Aufbau einer solchen Zwiebel schließt sich also ganz dem der 2stengeligen Exemplare von *A. roseum* (S. 472) an, nur daß hier wie bei den normalen einstengeligen Zwiebeln der mit dem letzten Blütenstande abschließende Sproß gleichfalls 2 Laubblätter ausgegliedert hat. Bei der nicht im Gebiet vorkommenden Rasse *pendulinum* (Ten.) trug der Blütenstengel (ob als Regel?) nur 1 Laubblatt und das die Blüten einschließende Scheidenblatt, während das zweite Laubblatt der Achse angehörte, welche die Verjüngungszwiebel, die Hauptknospe trug; es würde hier also ein ähnliches Verhalten vorliegen wie bei *A. ursinum*.

Bis zum Oktober scheint die Vegetation meist nicht wesentlich vorwärts zu schreiten, die Wurzeln haben sich auf über 5 cm Länge gestreckt, aber die Blattorgane bleiben klein, die Laubblätter haben eine bis ca. 5 mm lange Spreite ausgebildet. Im Querschnitt der jetzt fast völlig abgerundeten Zwiebel erscheint der innere Kanal von den Scheiden der beiden Laubblätter und dem darin liegenden Blütenstengel erfüllt (Fig. 256, 6); ein tiefer geführter Schnitt durch die innere Knospe zeigt innerhalb des zweiten Laubblattes schon die Anlage für die nächstjährige Verjüngungsknospe. Bald beginnt nun das Wachstum der Laubblätter sehr lebhaft zu werden; selbst im nördlichen Gebiet zeigten im Dezember 1912 die Pflanzen fast völlig entwickelte, bis zu 20 cm über den Boden ragende Laubblätter. An dieser Eigentümlichkeit liegt es sicher, daß die Art hier so schwer kultivierbar ist; trotz der sehr milden Witterung sind durch die Fröste im November die Blattspitzen bis zu 5 cm Länge abgestorben und der Winter vernichtet sie fast durchweg ganz. Das Nährblatt ist im Dezember bereits stark ausgesogen und zeigt sich trotz seiner noch derben Konsistenz äußerlich grubig-

faltig. Ein scheidenförmiges, an der Spitze abgestorbenes Niederblatt ragt bis 4 cm aus der Zwiebel heraus, das obere Laubblatt überragt das untere um etwa 7 cm, zwischen beiden steht bei einer ziemlich großen Zahl von Exemplaren ein drittes; innerhalb des äußersten Laubblattes ist am Grunde eine ganz kleine Knospe sichtbar; der Blütenstengel ist etwa 2 mm lang und läßt die Blütenanlagen innerhalb der Hülle erkennen. Die Wurzeln waren im Winter bereits auf über 10 cm Länge herangewachsen, die meisten sind nur etwa 1/3 mm dick; Loew fand aber auch bis zu 6 cm lange und 2 mm dicke Saftwurzeln.

Die Zwiebel von *A. neapolitanum* (Fig. 259, 1 u. 2) ist meist mehr kugelig, mit anfangs weißlichen, später gelblichen oder grauen Häuten und stimmt in ihrem Aufbau im wesentlichen mit der von *A. triquetrum* überein. Baldrati (11, S. 215) fand die Häute zarter und weniger konsistent als bei den Verwandten, ihre histologische Beschaffenheit wesentlich verschieden. Die Zwiebelhaut bleibt, solange sie sich innerhalb der Blätter befindet, völlig geschlossen, öffnet sich aber, sobald die Zwiebel frei wird, oben und unten durch Spalten; ihre Funktion, den soliden Körper der Zwiebel zu schützen, vollzieht sie also nur während sie sich noch innerhalb der Blätter befindet, nachher hält sie Baldrati nur noch für ein unnützes Anhängsel. Die Zwiebeln liegen später vollkommen frei und tragen oben die alte, durch das Wachstum der Zwiebel in die Höhe gehobene Haut. Die innere Epidermis der meisten Zwiebelschalen, auch an den jungen Nebenzwiebeln, ist im lebenden Zustande stark sklerotisch (Fig. 259, 6—8) und zeigt Ligninreaktion. Die Verjüngungsknospe fand Loew (Manuskr.) normal in der Achsel des zweiten Laubblattes; zu Anfang Oktober befand sie sich noch in Ruhe, besaß keine Wurzeln, war fast kugelig angeschwollen mit einem kurzen Spitzchen oben und etwa 1 cm dick. Das wie bei *A. triquetrum* gebildete Speicherorgan war außen von festen Hüllen umgeben, die jetzt noch völlig geschlossen die von Baldrati untersuchte Zwiebelschale darstellen; Ende Dezember sah ich sie an der Spitze durch den hervorwachsenden Sproß zierlich in die krönchenartigen Spitzen zerspalten. Die Hauptmasse der Zwiebel wird wieder von dem dicken fast kugeligen Nährblatt (Fig. 259, 3) gebildet, welches einen engen Kanal mit einer Anfang Oktober erst 2 mm langen Knospe am Grunde besitzt. Loew konnte an ihr aber doch schon 2 Blätter und den Blütenstengel unterscheiden. Am 30. Dezember 1912 sah ich an einer Anzahl von Exemplaren die Triebe bis zu 9 cm gestreckt und die längsten über den Boden hervorgewachsen. Das Nährblatt war um diese Zeit äußerlich noch derb und glänzend, in seinem Innern aber schon deutlich durch die Aufzehrung angegriffen; die Wurzeln waren bis 8 cm lang. Das erste Blatt der jungen Knospe war wieder ein ziemlich lederartig derbes scheidenartiges Niederblatt, welches bis zu 10 cm lang geworden war; dann folgten die beiden Laubblätter, deren zweites, um etwa 1 cm kürzeres von dem äußeren, an der Spitze etwas kappenförmigen, ganz eingeschlossen wird; in der Achsel des äußeren Laubblattes war meistens eine ganz kleine Knospe bemerkbar. Oft war noch ein drittes Laubblatt vorhanden. Der Blütenstengel mit den in die Hülle eingeschlossenen Blüten war ca. 6 cm lang. Der äußerst unangenehme und beißende, lebhaft an Knoblauch erinnernde Geruch, den die austreibenden Zwiebeln von sich geben, ist ein Haupthindernis für die allgemeine Verwendung der schönen Pflanze. — Auch die Achselknospen beginnen nach Loew mit dem pergamentartigen geschlossenen Schutzblatte, in welches das Nährblatt eingeschlossen ist.

Die Zwiebel von *A. subhirsutum* (Fig. 260, 1—3) ist kugelig-eiförmig, etwa 14 mm lang und 10 mm breit, ihre äußeren Hüllen fast krustig, hell oder zuletzt grau, grubig und an der Spitze durch die austreibende Knospe krönchenartig aufgesprengt, am Grunde unregelmäßig abreißend. Die inneren Häute sind weißlich, häutig, oben und unten lappig aufgerissen. Im Aufbau schließt sich die Zwiebel den vorigen Arten an. Im Inneren des Nährblattes unterschied Loew (Manuskr.)

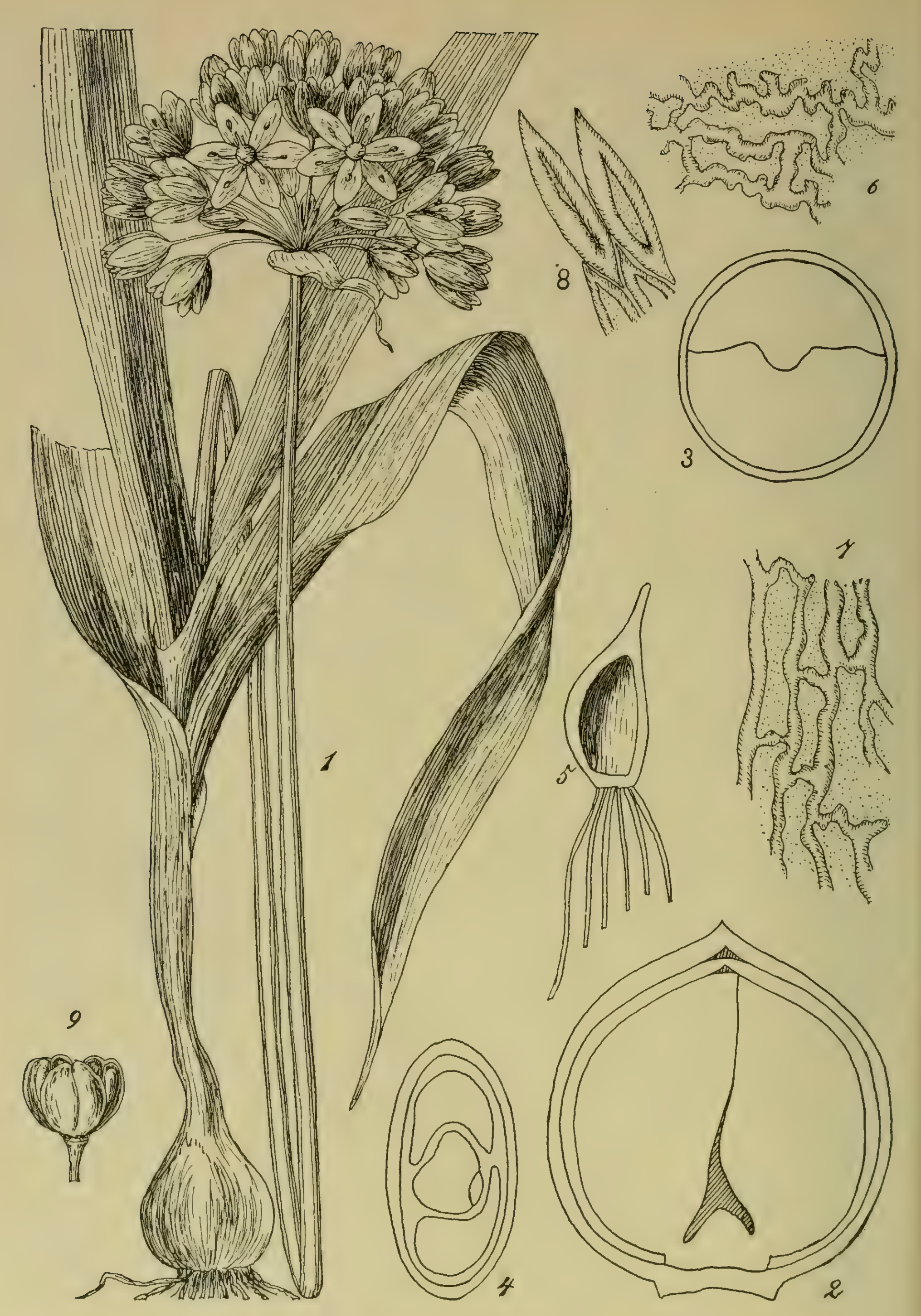


Fig. 259. *Allium neapolitanum.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Längsschnitt durch eine ruhende Zwiebel, ca. 2 : 1. 3 Querschnitt durch das Nährblatt der Zwiebel, 2 : 1. 4 Querschnitt durch die Knospe einer blühenden Zwiebel, ca. 3 : 1. 5 Schutzblatt einer Vermehrungszwiebel, 2 : 1. 6 Flächenansicht einer alten Zwiebelschale, stark vergr. 7 Flächenansicht vom Grunde einer jungen Schale, 8 von ihrer Spitze, stark vergr. 9 Frucht, etwas vergr. (1, 9 nach Reichenbach, 2—5 Orig. Loew, 6—8 nach Baldrati.)

4 Blätter, also noch 3 innerhalb des scheidenartigen Niederblattes; gegen Mitte Oktober waren die Blattorgane schon einige cm über die Zwiebel herausgewachsen. An der ruhenden Zwiebel gehörte die scharfe Spitze dem pergamentartigen Schutzblatt an, das Nährblatt zeigt an der Spitze eine geschlossene ringförmige Grube. Im scheidenförmigen Niederblatt zählte Loew 9 Gefäßbündel. Die Wurzeln sind sehr dünn und zart und erreichen bis über 5 cm Länge.

Der dreikantige Stengel von *A. triquetrum* und *A. neapolitanum* ist sehr schlaff, daher meist nur anfangs aufrecht, später sich hinlegend, zumeist 20—30, seltener bis 40 cm hoch. Der von *A. subhirsutum* wird auch meist nicht über 30 cm hoch. Die Blätter von *A. triquetrum* und *A. neapolitanum* sind durch starke Kielung am Rücken fast oder scharf dreikantig, breiter oder schmäler



Fig. 260. *Allium subhirsutum.*
1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Querschnitt durch die Zwiebel, 4 : 1. 3 Derselbe, etwas tiefer. 4 Blüte, etwas vergr. 5 Frucht, etwas vergr. (1, 4, 5 nach Reichenbach, 2, 3 Orig. Loew.)

linealisch, meist etwas über 10 mm, selten nur 3—5 mm breit; bei der zweiten Art werden sie bisweilen bis zu 2 cm breit und fast linealisch-lanzettlich. Oberseits sind sie rinnig, an der Spitze bei *A. triquetrum* ziemlich plötzlich verschmälert und stumpflich, bei *A. neapolitanum* aber allmählich in eine scharfe Spitze ausgehend; der Blattrand ist bei der ersteren Art glatt, bei der letzteren mitunter fein-gezähnelt bis etwas gewimpert. Sind nur 2 Blätter vorhanden, so ist das obere größer, bei 3 das oberste wieder kleiner; Loew fand das größte Blatt 23 cm lang und 9 mm breit. Die Blätter von *A. subhirsutum* sind wohl stets kürzer als der Stengel, linealisch, meist 2—8 mm breit und allmählich nach der Spitze verschmälert; ihr Rand ist abgesehen von seltenen kahlen Formen gewimpert.

Der Blütenstand hat bei *A. triquetrum* eine weißhäutige 2klappige Hülle, die gleich nach ihrer Öffnung etwa die Länge der Blütenstiele erreicht, bald aber zusammenschrumpft. Bei *A. neapolitanum* und *A. subhirsutum* ist die Hülle dauerhafter, nur einklappig und zugespitzt. Der doldenartige Blütenstand selbst ist wenig- bis vielblütig, bei *A. neapolitanum* oft mehr ausgebreitet als bei den beiden andern Arten. Alle haben lange Blütenstiele, die bei *A. triquetrum* oberwärts verdickt sind und nach verschiedenen Richtungen stehen; bei *A. neapolitanum* und *A. subhirsutum* sind sie sehr dünn, daher mitunter abwärts gebogen, etwa 1,2—3 cm lang.

Die Blüten von *A. triquetrum* haben länglich-lanzettliche bis eiförmig-lanzettliche, spitzliche bis stumpfliche, oft mit einer Stachelspitze versehene, 10—15 mm lange, weiße, mitunter einen grünen Mittelstreif führende Perigonblätter; die von *A. neapolitanum* sind elliptisch bis eiförmig, abgerundet-stumpf, sonst wie die der ersten Art; bei *A. subhirsutum* sind sie nur 6—8 mm lang, am Grunde etwas verbunden, länglich, stumpf und meist ganz weiß, nur bei der im Gebiet nicht vorkommenden Unterart *A. trifoliatum* Cir. mit rotem Mittelstreif. Die Staubblätter werden bei allen 3 Arten kaum mehr als halb so lang wie die Perigonblätter, sie sind fadenförmig und am Grunde kaum miteinander verbunden bei *A. triquetrum*, aus breiterem Grunde lanzettlich und erst oberhalb der Mitte pfriemlich bei *A. neapolitanum*, aus breiterem linealisch-lanzettlichen Grunde pfriemlich und ganz unten untereinander und mit dem Perigon verbunden bei *A. subhirsutum*. Einen verkehrt-eiförmigen Fruchtknoten und eine dreilappige Narbe hat *A. triquetrum*, niedergedrückt-kugeligen und mehr oder weniger dreilappigen Fruchtknoten und ungeteilte Narbe die beiden andern Arten. — (G.)

Die Blüteneinrichtung von *A. triquetrum*, welches im März bis Mai blüht, ist noch nicht näher untersucht worden. Das sehr ähnliche, auch zu derselben Zeit blühende *A. neapolitanum* ist, wie Pandiani[1]) zuerst festgestellt hat, protandrisch. Die bei Bordighera von mir (3. April 1903) untersuchten Pflanzen hatten doldenartige Blütenstände, deren ansehnliche, wie Weißdorn duftende Blüten meistens zu etwa 10, doch auch bis zu 40, auf 12—30 mm langen Stielen aufwärts gerichtet standen. Die 11—15 mm langen, 6—7 mm breiten Perigonblätter breiten sich so weit auseinander, daß der obere Blütendurchmesser 20—27 mm beträgt. Die 6—7 mm langen Staubblätter spreizen sich auseinander, ihre Antheren haben vor dem Aufspringen eine grünliche Farbe; der 2 mm hohe Fruchtknoten sondert in der gewöhnlichen Weise Nektar ab. Nach dem Aufgehen der Blüte öffnen sich zuerst die Antheren der 3 inneren, nachher die der 3 äußeren Staubblätter, indem sie mit seitlichen Rissen aufspringen und sich fast ringsum mit gelbem Pollen bedecken. Nach dem Verwelken aller Antheren, die aber nicht abfallen, wächst der weiße Griffel, der anfangs kürzer ist als die Staubblätter, so weit heran, daß er die Antheren

[1]) J fiori e gl'insetti. Genua 1904. S. 91.

überragt, und entwickelt nun seine Narbe. Wegen dieser gegenseitigen Stellung der Bestäubungsorgane kann bei der aufrechten Stellung der Blüten auch am Schluß der Anthese, wo das Perigon sich zusammenlegt, spontane Autogamie nicht stattfinden. Pandiani beobachtete (bei Genua) als Blütenbesucher die *Dipteren Eristalis sp.* und *Lucilia caesar*, und die *Hymenopteren Halictus sp.* und *Ceratina cucurbitina*.

Die Blüten von *A. subhirsutum* entwickeln sich im April und Mai, an in den Gärten Deutschlands kultivierten Pflanzen erst später. Sie sind duftlos und stehen in der Dolde zu wenigen oder vielen auf 10—30 mm langen Stielen aufwärts. Die Perigonblätter waren an den (im Hohenheimer botan. Garten, 17. Juni 1902) untersuchten Pflanzen innen milchweiß, außen weiß mit einem schmalen grünen oder gelblichen Mittelstreif, 8 mm lang, 4,5 mm breit, und breiteten sich fast flach zu einem Stern von 16 mm Durchmesser auseinander. Die weißen Filamente der 5 mm langen Staubblätter umgeben mit ihren Basen den Fruchtknoten vollständig. Die Blüten sind sehr stark protandrisch ohne die Möglichkeit spontaner Selbstbestäubung. Wenn sie sich ausgebreitet haben, spreizen sich die Staubblätter auseinander und öffnen ohne erkennbare Reihenfolge ihre dunkelroten Antheren, die sich ringsum mit goldgelbem Pollen bedecken und etwa 2,5 mm vom Mittelpunkt der Blüte entfernt sind. Auf dem 1,5 mm hohen, niedergedrückt-kugeligen dreiknöpfigen Fruchtknoten, der in jungen Blüten grün gefärbt ist, steht in diesem ersten Blütenstadium ein noch narbenloser weißer Griffel von 2,5 mm Länge. Er streckt sich nach dem Abfallen der Antheren noch um ca. 1 mm und entwickelt nun an seiner Spitze eine kleine Narbe. Perigonblätter und Filamente behalten in der abblühenden Blüte ihre Stellung bei, während der Fruchtknoten eine schmutzig rotbraune Farbe annimmt. Nektar wird in der gewöhnlichen Weise von Septalnektarien ausgesondert und läuft in den 3 Furchen des Fruchtknotens herab. An einer Pflanze fand ich (gynodiöcisch) eine aus lauter weiblichen Blüten bestehende Dolde; ihre Perigonblätter waren etwas kleiner als die der Zwitterblüten, sodaß sie sich nur auf einen Durchmesser von 12 mm ausbreiteten, die Antheren sehr klein und verkümmert. Außerdem wurden bisweilen Blüten mit 4 Perigon- und 4 Staubblättern und 2fächerigem Fruchtknoten, sowie solche mit 5 Perigon-, 5 Staubblättern und ebenfalls 2fächerigem Fruchtknoten beobachtet. — (K.)

59. Allium nigrum L. Schwarzer Lauch. 60. A. multibulbosum Jacq. Vielzwiebeliger L.

Von diesen beiden sehr nahe miteinander verwandten Arten ist nur die zweite im Gebiet ursprünglich einheimisch. Beide sind Bewohner des Kulturlandes, die zweite bevorzugt besonders Weinberge und bergige Äcker; ihre ursprüngliche Verbreitung kann nicht überall sicher festgestellt werden. Der Wohnbezirk von *A. nigrum* erstreckt sich von der iberischen Halbinsel und Südfrankreich über das ganze Mittelmeergebiet bis nach Vorderasien, Mesopotamien, Nordafrika und den Kanarischen Inseln; innerhalb unseres Gebietes kommt die Art nur verwildert in Gärten vor. Auch *A. multibulbosum* ist ursprünglich wahrscheinlich nur eine Pflanze des Mittelmeergebietes von ungefähr derselben Verbreitung wie *A. nigrum*, hat sich aber viel weiter und sicherer eingebürgert als dieses, so z. B. in Tirol, Ober- und Nieder-Österreich, ja sogar im Elsaß und in Oberbaden; nach Christ (**19**, S. 149) gehört es zu den wärmeliebenden Elementen der Flora.

Bei der Keimung von *A. multibulbosum* (97) erhebt sich das Keimblatt im Gegensatz zu dem unterirdisch bleibenden von *A. ursinum* und *A. victorialis* über den Boden, und das 2. Blatt der Keimpflanze bildet gewöhnlich das einzige

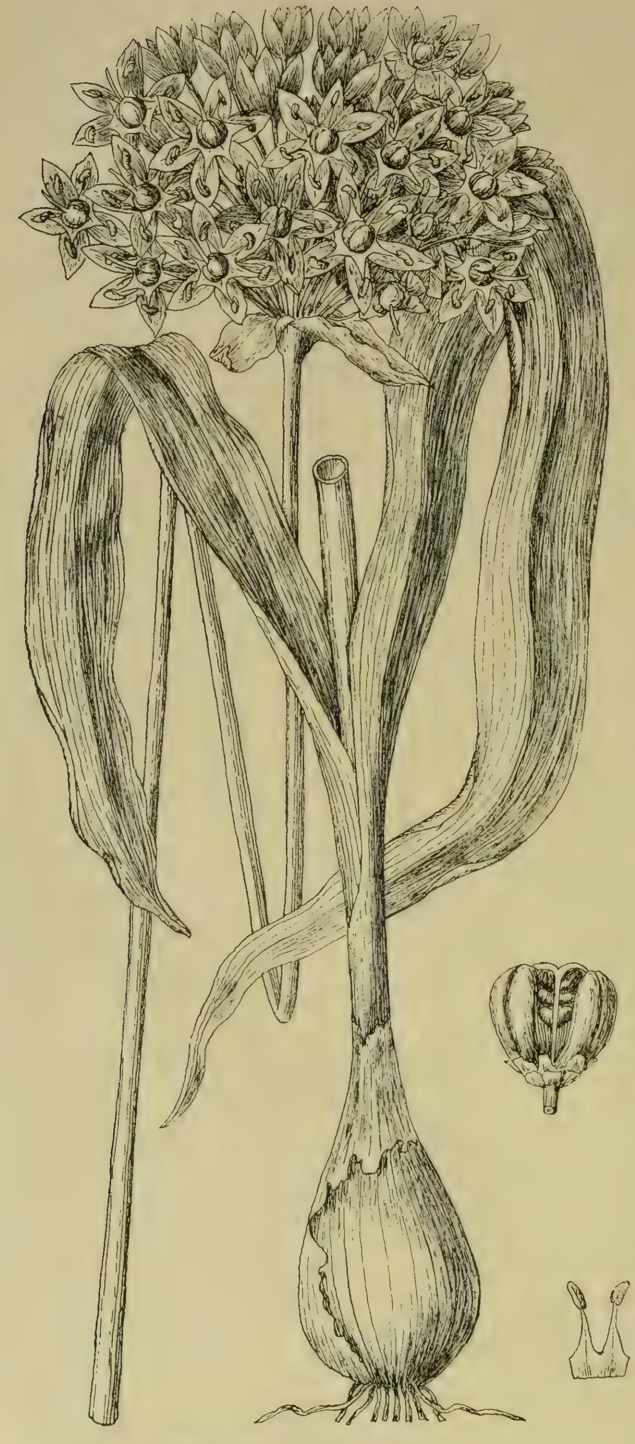


Fig. 261. *Allium nigrum.*
Habitusbild, 1:1, mit vergr. Frucht und 2 Staubblättern. (Nach Reichenbach).

Nährblatt; bisweilen finden sich auch 2 Nährblätter vor. Keimblatt und Hauptwurzel gehen am Ende der ersten Vegetationsperiode zugrunde; in der zweiten entwickeln sich Nebenwurzeln, ein dünnwandiges Niederblatt und ein Laubblatt, dann folgte in den beobachteten Fällen ein dünnes saftiges Niederblatt und endlich das eigentliche Nährblatt. In der Achsel des ersten Niederblattes (Schutzblattes) standen 1 bis 3 Sprosse. Vierjährige Pflanzen hatten nur noch 1 Laubblatt.

Die Zwiebel ist kugelig bis niedergedrückt-kugelig oder auch eiförmig, bis zu 4 cm dick, mit ziemlich dünnen, weißlichen bis gelblichen Häuten. Die von *A. multibulbosum*, die von Irmisch (97) näher untersucht worden ist, zeichnet sich durch das Vorhandensein zahlreicher Nebenzwiebeln aus. Der Hauptsproß der Zwiebel, außer dem mitunter noch ein weiterer in der Achsel des vorletzten Laubblattes entspringt, beginnt mit einem dickwandigen saftigen Nährblatt, und auch das zweite Blatt ist saftig. Durch Zersetzung der alten Hauptachse werden die Sprosse frei. Beim Wiederbeginn der Vegetation treten die Wurzeln hervor, und zwar an der früher dem Fruchtstengel zugekehrten Seite später als an der andern. Das 3. dünnhäutige Blatt trägt an seiner Einfügungsstelle bis über 20 kleine Sprosse, von denen der mediane der höchste ist und die in



Fig. 262. *Allium multibulbosum.*
Habitusbild 1:1, Blüte wenig vergr. und Frucht etwa 2:1
(Nach Reichenbach.)

gleichen Abständen nebeneinander stehen und nach und nach auswachsen. Ihr erstes Blatt ist sehr dünnhäutig, das zweite ein Nährblatt, das dritte, am Schluß der Vegetationsperiode noch sehr klein, entspricht dem dritten der Mutterachse und wird ein scheidenartiges Niederblatt, das vierte ein Laubblatt. Auch an der Mutterachse folgen über dem dritten Blatte knospenlose Laubblätter. Bei *A. nigrum* kann man nach Baldrati (11, S. 222) alle Übergänge zwischen dem assimilierenden Laubblatt und den Zwiebelschalen finden.

Die Wurzelspitzen von *A. nigrum* können sich in blattbildende Sprosse verwandeln[1]).

Der Stengel ist ziemlich derb und kräftig, daher fast stets aufrecht, 30—60 cm hoch. Die Blätter sind lang-lanzettlich bis linealisch-lanzettlich, bei *A. nigrum* meist 1,5—3, selten bis 6 cm breit, bei *A. multibulbosum* im ganzen kürzer und breiter; sie sind schließlich flach ausgebreitet, nur am Rande meist wellig, am Ende allmählich in eine ziemlich scharfe Spitze verschmälert. An *A. nigrum* beobachtete Loret, daß der obere Teil eines inneren Blattes Zwiebelchen hervorbringen kann, während der untere Blatteil sich in die Erde versenkt und unterirdische Zwiebeln entwickelt; meist sind solche Blätter nicht normal ausgebildet, wie auch Penzig sporn- und hornförmige Gestalten der Blattflächen beschreibt.

Der Blütenstand ist anfänglich am Grunde von einer einklappigen und breit-eiförmigen Hülle umgeben, die bei *A. multibulbosum* meist ziemlich hinfällig, bei *A. nigrum* aber derbhäutig ist und mit 2 oder 3 Lappen aufreißt. Der Blütenstand ist vielblütig, besonders reichblütig und kugelförmig bei *A. multibulbosum*. Die Blütenstiele sind 2—3 cm lang. *A. nigrum* hat längliche, 6 bis 8 mm lange, weißliche am Rücken und Grund mehr oder weniger grün gefärbte Perigonblätter; bei *A. multibulbosum* sind sie länglich-linealisch, spitzlich, ein Mittelstreif fehlt oder ist von rötlicher Farbe. Die Staubblätter sind etwa $^3/_4$ so lang wie die Perigonblätter, ihre Filamente bei *A. nigrum* am Grunde verbreitert und miteinander zu einem Becher verbunden, nach der Spitze allmählich verschmälert, bei *A. multibulbosum* über der Verbreiterung plötzlich pfriemlich verdünnt. Der Fruchtknoten ist dunkelgrün, kugelig-niedergedrückt, der Griffel nach der Spitze verdünnt und in eine kleine Narbe ausgehend. — (G.)

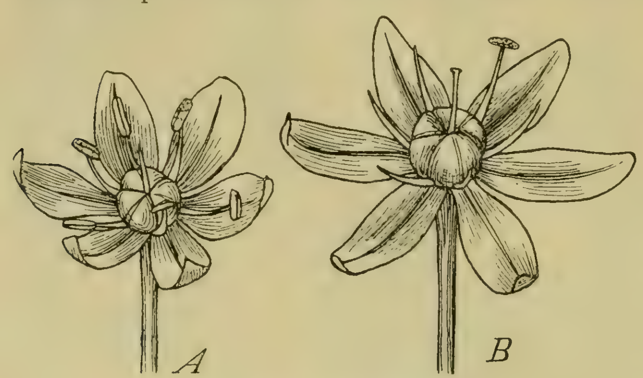


Fig. 263. *Allium nigrum.*
A junge Blüte im männlichen, B alte Blüte im weiblichen Stadium; 2 : 1. (Orig. H. Astheimer).

Die Blütezeit fällt in den April bis Juni. Die Blüteneinrichtung ist nur für *A. nigrum* untersucht, dürfte wohl aber bei *A. multibulbosum* im wesentlichen die gleiche sein. Scotti (175) stellte die Protandrie und das Aufspringen der inneren Antheren vor den äußeren fest; die Antheren sind nach ihm entleert und die Staubblätter verwelkt, wenn die Narbe empfängnisfähig wird. Die auf einem hohen Schafte stehende vielblütige dichte fast halbkugelige Dolde hat einen Durchmesser bis zu 10 cm. Die grünlichweißen, einen schwachen Wohlgeruch aushauchenden Blüten

[1]) A. Trécul, Encore quelques mots sur la nature radiculaire des stolons de Nephrolepis. Comptes rendus Paris. Bd. 105. 1887. S. 337.

sind (nach 63) anombrophob, stehen auf ihren Stielen aufrecht oder schräg aufwärts gerichtet und haben ein Perigon, welches sich zu einem Stern von ca. 25 mm Durchmesser ziemlich flach auseinanderbreitet. Die Perigonblätter berühren sich gegenseitig nicht, sind 10 mm lang, in der Mitte 4,5 mm breit, weiß, innen und außen mit einem grünen Mittelstreif. Die 8 mm langen Staubblätter haben weiße Filamente, von denen die inneren unten unmerklich breiter sind als die äußeren, und hellgelbe Antheren. Der Fruchtknoten ist 4 mm hoch, der Griffel weiß; der von Septaldrüsen abgesonderte Nektar sammelt sich am Grunde der 3 Furchen des Fruchtknotens in dem durch die Verwachsung der Filamentbasen gebildeten Ringe an. Noch bevor sich das Perigon vollständig ausgebreitet hat, bewegen sich zuerst die 3 inneren Staubblätter, die vorher den Perigonblättern anlagen, etwas nach innen und lassen ihre Antheren an der Innenseite aufspringen, nachher folgen die äußeren Staubblätter in derselben Weise; es stehen nun alle 6 Staubblätter auseinandergespreizt und wenden die geöffnete Seite der Antheren nach oben den Blütenbesuchern entgegen (Fig. 263 A). Der Griffel ist beim Beginn des Blühens 3 mm lang und besitzt noch keine Narbe; er verlängert sich allmählich auf 4 mm und entwickelte an den von mir (im Hohenheimer botan. Garten, 29. Juni 1902) untersuchten Blüten seine kleine Narbe, nachdem sich alle Antheren geöffnet hatten (Fig. 263 B). Wegen der Entfernung der Bestäubungsorgane voneinander kann auch in älteren Blüten spontane Selbstbestäubung höchstens ausnahmsweise bei schräger Lage der Blüten durch Pollenbefall stattfinden; die Honigbienen, deren Besuch ich an den Blüten wahrnahm, werden wegen der Protandrie vorzugsweise Fremdbestäubungen herbeiführen. — (K.)

Von *A. multibulbosum* werden selten Samen gebildet.

61. Allium atripurpureum Waldst. u. Kit. Dunkelroter Lauch.

Die durch ihre dunkelpurpurnen Blüten ausgezeichnete Art ist hinsichtlich ihres Indigenates in unserm Gebiet zweifelhaft, da sie weder in Nieder-Österreich noch in Luxemburg ursprünglich einheimisch ist; sie berührt in der ungarischen Ebene und im kroatischen Küstenland die Gebietsgrenzen und ist durch Ungarn, Dalmatien und die nördliche Balkanhalbinsel bis Afghanistan, die Dsungarei und Sibiren verbreitet.

Die Zwiebel (Fig. 264, 2—4) ist kugelig bis kugelig-eiförmig, meist 2—3 cm dick, von grauen bis schwärzlichen Häuten umschlossen. Loew (Manuskr.) fand sie im wesentlichen mit der von *A. nigrum* übereinstimmend. Mitte Juli war nach Entfernung der Häute und der trocknen Laubblattscheiden neben dem Blütenstengel eine Verjüngungszwiebel von 23 mm Durchmesser zu sehen: ihre Hauptmasse wurde durch das dicke Nährblatt gebildet, in dessen Höhlung die 8 mm breite, aber flache Knospe lag (Fig. 264, 6). Sie ließ 2 Blätter erkennen, deren äußeres anfangs noch ziemlich dick, in späteren Stadien aber am Grunde scheidenförmig dünn war. Mitte Oktober hatten sich die ziemlich zahlreichen Wurzeln bis 10 cm Länge gestreckt, die Zwiebel war mit einer grauschwärzlichen Haut überzogen, unter der sich das Nährblatt befand; sie ist also eine „Speicherzwiebel ohne Trockenschutzhülle“. Innerhalb des Nährblattes ließen sich noch 3 scheidenförmig geschlossne Blätter und ein Zentralteil auffinden, der sicher den Blütenstengel darstellte. Im Juni waren die in der Achsel des untersten Laubblattes stehenden Nebenzwiebeln schon gut ausgebildet, bis 5 mm lang und mit einem bis 6 mm langen Stiel versehen; die Hüllen wurden von den Scheiden der Laubblätter gebildet (Fig. 264, 9). Die ziemlich starke Grundachse des vorigen Jahres ließ sich leicht loslösen, wodurch die Beizwiebeln bald frei wurden.

Der kräftige aufrechte Stengel wird bis über 1 m hoch. Loew fand in ihm einen deutlich ausgebildeten mechanischen Ring als geschlossenen Hohlzylinder zwischen dem grünen Assimilationsgewebe und dem Mark; die ihm anliegenden

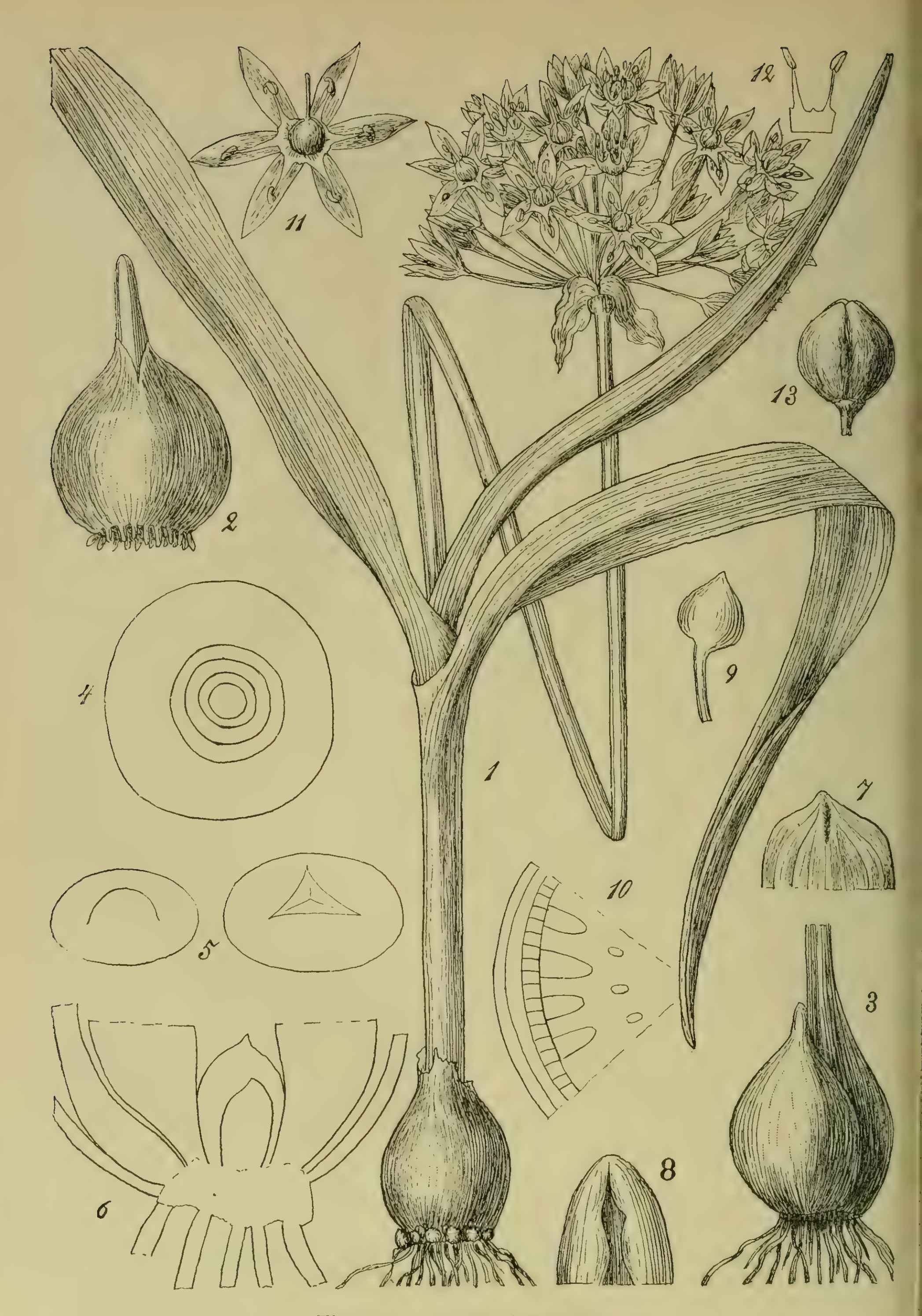


Fig. 264. *Allium atripurpureum.*

1 Habitusbild, 1:1. 2 Austreibende Zwiebel, 1:1. 3 Verjüngungzwiebel am Blütenstengel, etwas vergr. 4 Querschnitt durch die blühende Zwiebel, ca. 2:1. 5 Querschnitte einer jungen Laubblattanlage, der rechte Schnitt tiefer, stärker vergr. 6 Junge Knospe im Nährblatt mit 2 Blattanlagen, die innerste die des ersten Laubblattes, ca. 6:1. 7 Außenansicht der jungen Knospe mit dem Scheidenspalt des äußeren Blattes, stärker vergr. 8 Spreite eines jungen Laubblattes, stärker vergr. 9 Gestielte Nebenzwiebel, 4:1. 10 Stengelquerschnitt, ca. 10:1. 11 Blüte, 2:1. 12 Staubblätter, ca. 3:1. 13 Frucht, ca. 2:1. (1, 11–13 nach Reichenbach, 2–10 Orig. Loew.)

Gefäßbündel springen leistenartig ins Innere des Markes vor, in dem nur noch kleine Gefäßbündel zerstreut liegen (Fig. 264, 10). Die Blätter sind meist zu 2—4, bisweilen zu 5 ausgebildet, 0,5—3 cm breit, also von schmal-linealischer bis breit-linealischer Gestalt, gegen die Spitze ziemlich plötzlich verschmälert; ihre Ränder sind glatt oder fein rauh. An einem ca. 60 cm hohen Exemplare zählte Loew beim untersten Blatt, dessen Scheide 5 cm, dessen Spreite 28 cm lang und 14 mm breit war, 41 Längsadern.

Die Hülle des Blütenstandes wird aus 2—4 eiförmigen, kurz zugespitzten und etwas derben Klappen gebildet, die die Länge der 2—3 cm langen Blütenstiele nicht erreichen. Die Blüten bilden in großer Zahl einen halbkugeligen bis kugeligen Blütenstand; sie besitzen länglich-linealische, stumpfliche oder spitzliche Perigonblätter von 4—5 mm Länge und dunkel- bis rosa-purpurner Farbe mit dunklerem Mittelstreif. Die Staubblätter sind aus verbreitertem Grunde pfriemlich, am Grunde etwas miteinander verbunden, ungefähr so lang wie das Perigon. Der eiförmige bis kugelige Fruchtknoten besitzt an seinem Grunde 3 Gruben, die Narbe ist ungeteilt. Die Blüten entfalten sich im Mai, ihre Bestäubungseinrichtung ist nicht näher bekannt.

Früchte fand Loew zu 20—25 in einem Blütenstande ausgebildet; sie reiften etwa Mitte Juli, waren kugelig, ca. 6—7 mm hoch und 4—5 mm dick. — (G.)

4. Unterfamilie. Lilioideae.

Alle hierher gehörigen Pflanzen sind Zwiebelgewächse mit einem endständigen Blütenstengel, dessen ansehnliche Blüten einzeln und endständig oder traubenförmig angeordnet und regelmäßig nach der 3-Zahl gebaut sind. Ihre Perigonblätter sind frei oder miteinander verwachsen, die Staubblätter der Blütenachse oder dem Grunde der Perigonblätter eingefügt, die Fruchtblätter zu einem 3fächerigen Pistill verwachsen, später sich zu einer 3fächerigen vielsamigen, meist fachspaltigen Kapsel entwickelnd.

1. Tribus. **Tulipeae.**

Der Stengel trägt bei den Arten der Tribus eine verschieden große Anzahl von Blättern und endet entweder in eine einzelne Blüte oder in einen traubigen Blütenstand; er entspringt aus einer Zwiebel, die bei der Gattung *Lilium* aus dachziegelig angeordneten Schuppen, bei den anderen Gattungen aus rings geschlossenen fleischigen Schuppenblättern besteht. Die Blätter des Perigones sind nicht miteinander verwachsen.

Im anatomischen Bau zeigen die Arten nach Fuchsig[1]) gewisse gemeinsame Züge, durch die sie sich von denen der folgenden Tribus unterscheiden. Die Epidermiszellen besitzen vielfach gewellte Seiten- und stark vorgewölbte Außenwände, die zu Papillen oder Haaren auswachsen können. Die Zellen des Assimilationsgewebes der Blätter sind vorwiegend parallel zur Oberfläche gestreckt. Die Wurzel besitzt mit Ausnahme der Gattung *Fritillaria* eine Endodermis. Die Gefäßbündel des Stengels liegen stets im mechanischen Ring oder innerhalb desselben. Raphiden kommen bei den *Tulipeen* nicht vor.

14. Gattung. Lilium L. Lilie.

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

62. Lilium bulbiferum L. Feuerlilie. 63. L. martagon L. Türkenbund. 64. L. carniolicum Bernh. Krainer Lilie.

Nur die 3 angeführten Arten der in der nördlich-gemäßigten Zone mit über 50 Spezies vertretenen Gattung *Lilium* sind Bürger des deutschen Florengebietes.

[1]) H. Fuchsig, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der *Lilioideen*. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Klasse. Bd. 120, Abt. I. 1911, S. 957—999.

Wie ihre näheren Verwandten lassen sie den Lilientypus in reiner Form erkennen: aus einer nackten Zwiebel mit dachziegelig gestellten, fleischigen Niederblättern entwickelt sich ein hochwüchsiger, reich beblätterter Blütensproß; der endständige, locker traubig verzweigte Blütenstand bringt große nickende oder aufrechte, leuchtend gefärbte Blumen von auffallendem Dufte hervor, aus denen die schlanken Befruchtungsorgane weit herausragen; den Grund der oft warzig gefleckten Perigonblätter durchzieht eine enge, Nektar absondernde Längsfurche.

Die Feuerlilie, *L. bulbiferum*, deren Formenkreis auch *L. croceum* Chaix umfaßt, bewohnt als Bergwiesenpflanze einen großen Teil des Alpengebietes bis etwa zu einer Höhe von 1400—1900 m und ist sporadisch auch in den deutschen Mittelgebirgen vom Schwarzwald und Jura über den Bayerischen Wald, das Erzgebirge, westlich durch den Thüringerwald, den Harz und Westfalen, östlich bis zu den Sudeten, den Karpaten und dem siebenbürgischen Berglande verbreitet. In nordwestlicher Richtung ist diese in Gärten häufig gezogene Pflanze auch in das Niederungsgebiet vorgedrungen und tritt in der Unterart *L. croceum* z. B. in der Umgebung von Bremen, in den niederländischen Provinzen Groningen und Drenthe u. a. a. O. bisweilen verwildert auf Äckern auf. In der Schweiz fehlt die Pflanze der unteren Plateaustufe des Hügellandes, bewohnt aber die warmen Abhänge der Alpentäler und wächst z. B. im oberen Rheintal um Chur in Gesellschaft von *Aster linosyris*, *Iris germanica*, *Stipa pennata* und *S. capillata*, ferner im Unterengadin, auf den Lägern, einem in das Molassegebiet eingetriebenen Jurastreifen in den Kantonen Zürich und Aargau, und im nördlichen Schweizer Jura (**19**). Auf den Felsfluren der nach Süden einfallenden Kalkfelsen der Lägern, und speziell auf der „Fazies der Blauschwingelrasen (*Festuca glauca*)“ ist *L. croceum* eine Charakterpflanze neben *Melica ciliata*, *Allium senescens*, *Anthericus ramosus*, *Teucrium montanum*, *Thalictrum minus* und *Sedum album* [1]). In südöstlicher Richtung scheint *L. bulbiferum* an Häufigkeit abzunehmen und wurde z. B. von Beck v. Mannagetta in den Schwarzföhrenwäldern Bosniens nur ganz vereinzelt angetroffen, doch wächst es auch im illyrischen Gebiet auf Berg- und Voralpenwiesen (12, S. 231, 235, 257, 384). Im allgemeinen scheint die Hauptform etwas mehr xerophil und lichtliebend zu sein, die Nebenform *L. croceum* sich dagegen gern an feuchteren und schattigen Standorten anzusiedeln; doch sind die Angaben über das Vorkommen der beiden meist miteinander verwechselten Formen unsicher.

Der Türkenbund, *L. martagon*, ist eine Wald- und Schattenpflanze, bevorzugt jedoch durchbrochenes Gebüsch, zwischen dem er seine nickenden und stark duftenden Blüten nach der am hellsten beleuchteten Seite hin wendet. In Deutschland erreicht die Pflanze ihre Nordwestgrenze, wobei sie von dem nordwestlichen Flachlande und einigen baltischen Küstengegenden mit Ausnahme Preußens ausgeschlossen bleibt. Auch in Belgien, auf den britischen Inseln, in Dänemark, Skandinavien und Nordrußland ist sie nicht ursprünglich einheimisch. Sonst bewohnt sie sowohl das niedrigere Hügelland als die Mittelgebirge und die Alpenregion. So ist sie z. B. im Braunschweiger Hügelland häufig, wächst im ganzen hercynischen Bezirk in Buchenwäldern oder untern Berglaubwäldern und steigt mit Fichte und Tanne bis 1000 m auf (39, S. 135, 138, 301). Im Schutz der Grünerle schreitet sie in Gesellschaft von *Aconitum lycoctonum*, *Mulgedium alpinum*, *Ranunculus aconitifolius* u. a. hoch in die Alpenregion hinein, folgt hier gern dem Laufe von Gebirgsbächen und erreicht die Höhengrenze etwa zwischen 2000 und 2300 m (**19**). In Rußland und Sibirien tritt sie bis an den Rand der Steppenformationen heran, bevorzugt aber auch in Sibirien wie bei uns Wälder und Wiesen an Gebirgsabhängen und geht nordwärts am Ufer des Jenissei bis zu 52—55° n. Br. Die weite Verbreitung der Art ist um so

[1]) M. Rikli, Das Lägerngebiet. 1907. S. 35.

auffälliger, als sie im Gegensatz zu *L. bulbiferum* viel weniger zu vegetativer Vermehrung neigt und sich vorwiegend mittels der langsamen keimenden Samen fortpflanzt. Sie erscheint ihrer Verbreitung nach als ein alteingesessenes Element der zentral- und südeuropäisch-sibirischen Gebirgswaldflora, deren Glieder sich vielfach durch ähnlich ausgedehnte Wohngebiete auszeichnen. — Variationen und Unterformen kommen bei *L. martagon* besonders in der Behaarung (var. *hirsutum* Mill., *vestitum* Sim., *villosum* Per.) und in der Blütenfarbe vor.

L. carniolicum, (nebst den im Gebiet nicht vorkommenden Unterarten *L. Jankae* Kern. und *L. bosniacum* Beck) durch gelbe Blütenfarbe mit schwarzer Sprenkelung von der zinnoberrot blühenden, verwandten ostmediterranen Art *L. chalcedonicum* unterschieden, dringt nur in Friaul, Kärnten, Krain, Südsteiermark, im Küstenland und Istrien in unser Gebiet ein und bewohnt außerdem Oberitalien, Kroatien, Dalmatien, Montenegro, Bosnien und Macedonien. Das Auftreten beider genannten Arten bildet einen hervorstechenden Charakterzug der illyrischen Berg- und Alpenwiesen, und Beck v. Mannagetta (12) schildert anschaulich die Pracht ihrer leuchtend gelben Blumen mit den pendelnden zinnoberroten Antheren, leider ohne uns etwas über die zugehörigen Besucher mitzuteilen.

Der Keimungsvorgang von *Lilium*-Arten ist schon vielfach untersucht worden. Im allgemeinen verhalten sich Hauptwurzel und fadenförmiges Keimblatt bei ihrem ersten Auftreten ähnlich wie beim 5. Monokotyledonentypus von Klebs; stets saugt der im Nährgewebe des Samens steckende Schenkel des Kotyledons mit seiner Saugspitze die Nährstoffe auf. Im übrigen verläuft jedoch die Keimung bei den verschiedenen Arten in ungleicher Weise. Bei *L. martagon* (Fig. 265) sah Irmisch (88, IV, S. 7 f.) nach Auslegen der Samen im Herbst die Keimung erst im Laufe der nächsten Vegetationsperiode bis zum Sommer hin eintreten. Bei tiefer Lage des Samens blieb das Keimblatt unterirdisch, bei flacher Lage trat es mit hakiger Spitze über den Boden; liegen die Samen frei auf dem Boden, so dringt nur der unterste Kotyledonarteil in die Erde, aber auch dann ergrünt der oberirdisch bleibende Teil nur schwach. Andere Arten, wie *L. bulbiferum* [1]), *L. speciosum*, *L. pulchellum* u. a., keimen mit schön grün gefärbtem oberirdischen Kotyledon. Das drehrunde Keimblatt von *L. martagon* hat eine Scheide, deren Ränder bis zur Basis getrennt bleiben und hier etwas übereinander greifen. Ein Hypokotyl wird kaum ausgebildet, da unmittelbar unter der Ansatzstelle der Keimblattscheide die Hauptwurzel beginnt (Fig. 265, 2—6). Diese ist anfangs ein ganz kurzer Kegel und streckt sich auch später nur wenig (Fig. 265, 5 u. 6); sie bedeckt sich mit kurzen Papillen und treibt in der Regel auch einige Seitenäste. Die scheidenförmige Basis des Keimblattes schwillt im Laufe des ersten Sommers an (Fig. 265, 5—9, 11) und bildet nach dem Absterben der fadenförmigen Keimblattspitze das erste, zwiebelartige Speicherorgan für die überwinternde junge Pflanze. Nach dem Keimblatt erscheint ein anfangs in der Kotyledonarscheide geborgenes, später mit assimilierender Spreite versehenes Laubblatt, das gewöhnlich erst im Frühjahr des zweiten Lebensjahres über die Erde tritt, und dem ein schuppenförmiges Niederblatt (Fig. 265, 7, 9, 10), selten ein zweites, meist verkümmerndes Laubblatt folgt. Mit dem ersten Laubblatt pflegt auch die erste Nebenwurzel auszuwachsen, deren Ursprungsstelle an der Grenze zwischen Keimblattbasis und Hauptwurzel liegt. In anderen Fällen beobachtete Irmisch das Auswachsen des ersten Laubblattes bereits im Sommer oder Herbst des ersten Lebensjahres, oder auch die Bildung eines schuppenförmigen fleischigen Niederblattes an Stelle des Laubblattes. Die Untersuchungen von Ebeling (48), Hirsch (89) und Tschirch (185) beschäftigen sich vorzugsweise mit den anatomischen und stofflich-physiologischen Vorgängen, die bei der Aussaugung des Endosperms durch die Spitze des Keimblattes in Erscheinung treten. Rimbach (148) hat

[1]) Nach J. A. Tittmann, Die Keimung der Pflanzen. 1821.

an *L. martagon* die Einrichtungen studiert, durch die eine normale Tiefenlage der erstarkenden Keimpflanze erreicht wird. Bei der Keimung des Samens wird zunächst der Vegetationspunkt der Stammknospe durch Streckung des Kotyledons etwa um 7 mm nach abwärts geschoben, zugleich dringt die Keimwurzel nach unten in das Erdreich ein. Vom zweiten Jahre ab sorgen neu auftretende kon-

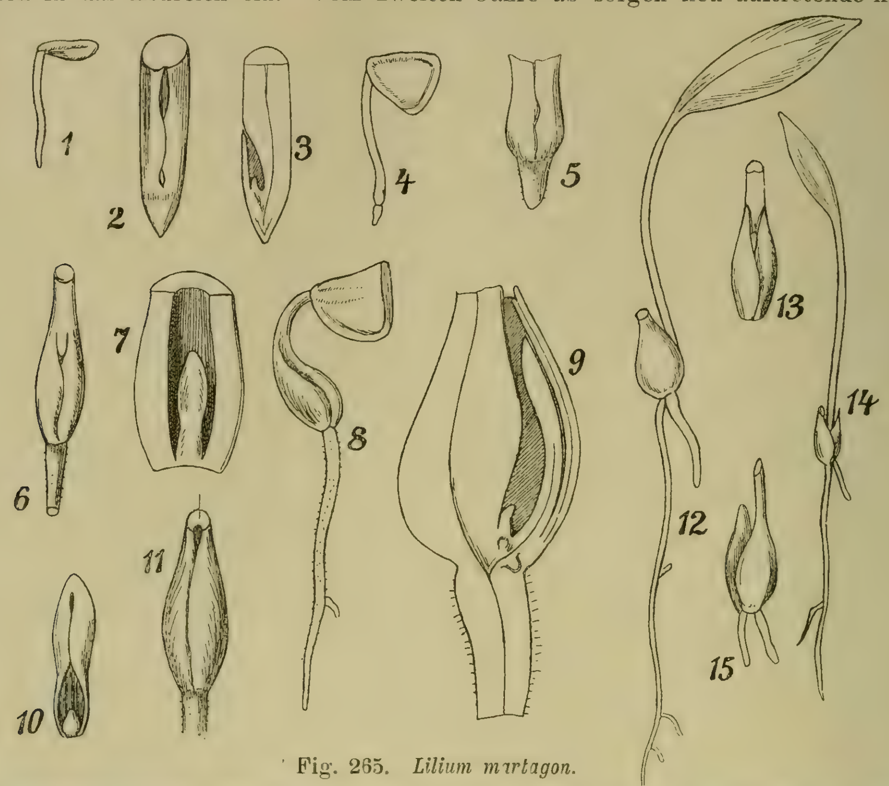


Fig. 265. *Lilium martagon.*

1 Junge Keimpflanze, Mitte September, 2 : 1. 2 Deren unterster Teil von der Scheidenseite des Keimblattes gesehen, 12 : 1. 3 Dasselbe im Längsschnitt, 12 : 1. 4 Etwas älterer Zustand mit abgesetzter Hauptwurzel, 2 : 1. 5 Basis einer solchen Keimpflanze von der Scheidenseite, 8 : 1. 6 Basis einer noch älteren Keimpflanze, 6 : 1. 7 Längsschnitt durch die beiden Scheidenränder des Keimblattes, darin das erste Laubblatt von der Rückseite gesehen, 12 : 1. 8 Ausgewachsene Keimpflanze, ca. 3 : 1. 9 Medianer Längsschnitt durch das Keimblatt, das erste Laubblatt und das folgende Niederblatt, oben in der Hauptwurzel die Anlage einer Nebenwurzel, 8 : 1. 10 Laubblatt und Niederblatt aus 9, 6 : 1. 11 Basis des Keimblattes, als Nährbehälter ausgebildet, ca. 3 : 1. 12 Keimpflanze, die im ersten Herbst ihr erstes Laubblatt ausgetrieben hat, ca. 3 : 1. 13 Basis eines solchen Laubblattes, aus dessen Scheide die Spitze des 3. Blattes, eines Laubblattes, hervorsieht, ca. 5 : 1. 14 Zweijährige Pflanze im Juli, auf das Keimblatt folgt ein Niederblatt, dann ein Laubblatt; 1 : 1. 15 Andere Keimpflanze nach Entfernung des Keimblattrestes, Basis des Laubblattes und darauf folgendes Niederblatt; 2 : 1. (Nach Irmisch).

traktile Adventivwurzeln (Fig. 266) für die weitere Versenkung der Zwiebel in den Boden, indem sie die senkrecht wachsende Grundachse nach abwärts ziehen. Schon H. de Vries[1]) hat die Querrunzeln auf den Wurzeln bemerkt und ihr Zustandekommen auf Turgoränderungen des Gewebes zurückgeführt.

[1]) Über die Kontraktion der Wurzeln. Landw. Jahrbücher. Bd. 9, 1880. S. 37—80.

In der Erstarkungsperiode bringen die jungen Pflanzen von *L. martagon* (Fig. 265, 12—15) alljährlich eine steigende Zahl von spiralig gestellten Niederblättern und nur ein einziges Laubblatt hervor, dessen Basis gleich den Niederblättern als Reservestoffbehälter stehen bleibt. Sie wachsen durch ihre Endknospe weiter, bis aus der Achsel des obersten Niederblattes ein zunächst rein vegetativer mehrblättriger Verjüngungssproß entsteht, der sich an seiner Basis neu bewurzelt. Von hier ab erfolgt dann das weitere Wachstum auf sympodialem Wege. Aus den vergleichenden Untersuchungen von P. Duchartre (44) geht hervor, daß die für die Keimung von *L. martagon* angegebenen Momente bei den andern langlebigen *Lilium*-Arten wiederkehren, zu denen auch die beiden übrigen mitteleuropäischen Arten gehören.

Die Wuchsverhältnisse der erwachsenen Pflanze von *L. martagon* sind außer von Irmisch (a. a. O.), Wydler (202) und Bruck (20) auch von Loew (im Allgäu im Frühjahr 1906) untersucht worden. Der oberirdische blühbare Sproß trägt unten einige häutige Niederblätter und zerstreute Laubblätter, höher aufwärts mehrgliedrige Blattquirle, meist mit 5 Gliedern, und dann wieder vereinzelte Laubblätter. So trug z. B. ein blühbarer 37 cm langer Lichtsproß, der Ende Mai vor Entfaltung seines Blütenstandes untersucht wurde, 20 Laubblätter: davon stand das unterste etwa 16 cm oberhalb des letzten Niederblattes, dann folgte ein 5gliedriger Blattquirl, über diesem 5 dicht übereinander stehende größere und 4 weiter auseinander gerückte kleinere Laubblätter, endlich am Gipfel 5 Hochblätter mit Blütenknospen in den Achseln. Wydler gibt (a. a. O. S. 97) folgendes Beispiel: 11 Blätter bilden einen ersten Wirtel mit der Stellung 8/13, dann folgt ein zweiter Wirtel von Blatt 12, 13, 1′—11′, hierauf von Blatt 12′ an zerstreute Blätter, das Blatt 13′ beschloß den zweiten 8/13-Zyklus; mit dem folgenden Blatt begann die 5/8-Stellung, die einen ganzen Zyklus und 5 Glieder eines zweiten umfaßte, die 5 letzteren waren auch hier die Tragblätter der Blüten. Der blühbare Sproß geht im Frühjahr aus einer vieljährig ausdauernden, senkrecht gestellten, kurzgliedrigen und mit gelben, fleischigen Niederblattschuppen besetzten Grundachse hervor (Fig. 267 A). Der die Schuppen tragende Sproß (Zwiebel) erreicht eine Länge von 4—4 $^1/_2$ cm bei etwa 3 cm Dicke, und wird unten durch einen Kranz von 2 $^1/_2$—6 cm langen, stark quergerunzelten Adventivwurzeln im Boden befestigt, deren Funktion als Zugwurzeln schon erwähnt wurde. Außerdem bemerkt man oberhalb der Zwiebel am Grunde des blättertragenden Lichtsprosses eine Zone von Nebenwurzelanlagen, die zu einer weiteren Befestigung und Ernährung bestimmt sind. Die Zahl der an der gestauchten dicken Grundachse sitzenden Zwiebelschuppen beträgt etwa 40 bis 50; sie haben eine schmal zungenförmige Gestalt, stehen in spiraliger Anordnung dicht dachziegelig nebeneinander und erreichen eine Länge von 3—3 $^1/_2$ cm bei 1 cm Breite und bis 5 mm Dicke. An den äußersten, etwas kürzeren Schuppen erscheint die dicke gelbe Oberhaut eingeschrumpft und faltig, ohne trockenhäutig zu werden. Nach innen nehmen die Schuppen allmählich eine zartere, dünnhäutige Beschaffenheit an. Die innerste Schuppe bildet ein halbrinniges Niederblatt von etwa 2 cm Länge und 4 mm Breite und schließt die Verjüngungsknospe ein, die am Grunde des blühbaren Sprosses schon in der vorausgehenden Vegetationsperiode angelegt wurde (Fig. 267, B, C). Auch die diesem Tragblatt vorhergehenden Schuppen sind häutige Niederblätter ohne assimilierende

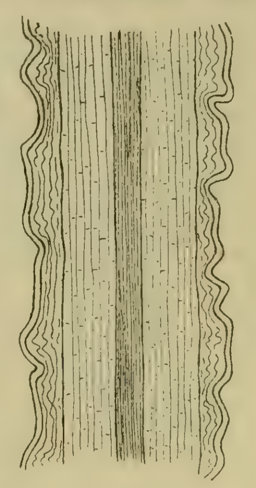


Fig. 266.
Lilium martagon.
Radialer Längsschnitt durch den Basalteil einer kontrahierten Wurzel, 10 : 1.
(Nach Rimbach).

Blattflächen. Auf einem Längsschnitt erkennt man den sympodialen Aufbau der Grundachse noch deutlicher. Wydler gibt für den Erneuerungssproß 2 rechts und links stehende Niederblätter als dessen Vorblätter an. Die stehen bleibenden Basalreste der in früheren Jahren ausgetriebenen Blütenstengel sind in verschiedener Höhe zwischen den Zwiebelschuppen der Grundachse aufzufinden; sie werden am Grunde meist von der verwesten, braunen Tragschuppe umgeben. Irmisch bildet eine Grundachse mit 3 Resten früherer Blütenstengel ab; Loew fand nicht selten 5 solche an recht kräftigen Grundachsen vor. Derartige Pflanzen vereinigen somit in ihrer Zwiebel 7 aufeinander folgende Sproßgenerationen, wenn der diesjährige, blühbare Stengel und die im nächsten Jahr auswachsende Verjüngungsknospe mitgezählt werden.

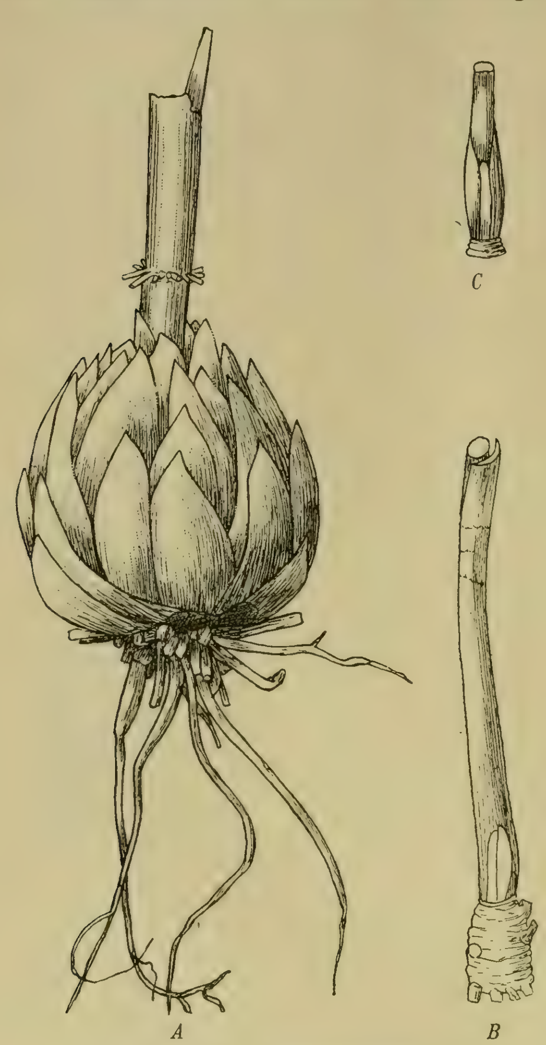


Fig. 267. *Lilium martagon.*
A Zwiebel im Dezember, 1:1. B Grundachse nach Entfernung aller Blätter mit der jungen Hauptknospe, 1:1. C Knospe aus der Zwiebel, von den Scheidenrändern eines Laubblattes umfaßt, dessen Stiel oben abgeschnitten ist, 1:1. (A Orig. H. Astheimer, B u. C nach Irmisch.)

Außer der normalen Verjüngungsknospe in der obersten Niederblattachsel der Zwiebel legt die Pflanze nach Irmisch bisweilen Vermehrungsknospen in den Achseln tieferer Schuppenblätter an; unter Umständen kann eine derselben schon ein Jahr nach ihrer Anlage zu einem akzessorischen Blütensproß auswachsen. Dieser trägt dann an seiner Basis mehrere Schuppenblätter und erzeugt in der Achsel der obersten Schuppe eine neue Verjüngungsknospe. Die beiden Sproßsysteme werden von den Wurzeln der ihnen gemeinsamen Grundachse längere Zeit hindurch ernährt, indem letztere aber bis zu der Stelle abstirbt, an der der Nebensproß mit seiner Zwiebel aufsitzt, wird diese zuletzt frei und veranlaßt so die Ablösung eines neuen Stockes auf vegetativem Wege.

Eine zweite, aber wie es scheint seltene und ungewöhnliche Art der vegetativen Vermehrung hat Wydler (202, S. 98) aufgefunden. Er beobachtete nämlich auf der Oberseite der Zwiebelschuppen in verschiedner Höhe auftretende, kleine, zusammengedrückte Bulbillen, die bei oberflächlicher Untersuchung leicht mit Achselknospen verwechselt werden können und deshalb vielleicht öfter über-

sehen worden sind. Sie werden oft kollateral zu 2—3 angelegt, sind an der Basis in ein kurzes Stielchen verschmälert und treiben in der Regel noch auf ihrem Mutterblatte einige kurze, mit Saughaaren versehene Adventivwurzeln. Im Innern bestehen sie aus 3—5 fleischigen Niederblattschuppen, einem etwas vorragenden Laubblatt und noch 2 kleineren Blättchen.

Der Sproßaufbau von *L. bulbiferum*, über den wir ebenfalls durch Irmisch und Wydler (a. a. O.) unterrichtet sind, stimmt mit dem von *L. martagon* im wesentlichen überein, indem auch hier die Verjüngung durch eine hinter dem jüngsten Schuppenblatt der Zwiebel angelegte Erneuerungsknospe erfolgt. Die Zwiebelschuppen der Feuerlilie bilden dickfleischige, auffallend (bis 3 cm) breite, weiß gefärbte Schalen, die nach innen allmählich an Größe abnehmen (Fig. 268 A). Ihre Zahl betrug an den von Loew untersuchten, kultivierten Exemplaren etwa 24—30; die innerste Schuppe umschließt während des sommerlichen Zustandes der Zwiebel den 1 cm langen und 2 mm dicken Kegel der Verjüngungsknospe (Fig. 268 B). Untersucht man sie im Herbst (Fig. 268 C), so zeigt sie bereits den Anfang der Streckung und Blattentwicklung; auch findet sich dann an ihrem Grunde bereits die neue Verjüngungsknospe vor. In diesem Stadium sind also an der Zwiebel außer dem absterbenden Blütensproß 2 Sproßgenerationen, der im nächsten Jahr auswachsende Verjüngungssproß und der erst im übernächsten Jahr zur Entfaltung kommende Folgesproß, sichtbar. Die Zahl der an derselben Zwiebel sich vorfindenden Reste älterer Blütenstengel ist bei *L. bulbiferum* nach Irmisch geringer als bei *L. martagon*, indem bei ersterer Art in der Regel nur 1—2 solche vorhanden sind, und demnach auch die Lebensdauer der Zwiebel eine entsprechend kürzere zu sein pflegt. Die Vermehrungsknospen bilden sich bei beiden Arten in gleicher Weise; bei der Unterart *L. croceum* Chaix können sie zu unterirdischen Ausläufern auswachsen, über deren weiteres Wachstum nichts näheres bekannt ist. Aus der Basis der mit den Zwiebelschuppen besetzten Grundachse entspringt auch bei *L. bulbiferum* und *L. croceum* ein Kranz dicker, vielfach gerunzelter Zugwurzeln, die eine Länge von 7 cm bei etwa 3 mm Dicke erreichen. Ebenso entwickelt sich oberhalb der Zwiebel an der Basis des blättertragenden Lichtsprosses ein Doppelkranz frischer Nebenwurzeln, oft in 2 oder 3 Etagen, der zur Befestigung und Ernährung des genannten Achsenteiles bestimmt ist. Dieser pflegt eine Länge von 0,6—1 m oder mehr zu erreichen und trägt am Grunde in spiraliger Anordnung zunächst eine Anzahl (oft 6) schuppenförmiger Niederblätter mit stark reduzierter Spreite, über diesen folgt eine große Zahl (an kultivierten Exemplaren oft gegen 100) dicht aneinander gedrängter lineal-lanzettlicher Laubblätter. Ihre Stellung ist meist $^5/_8$, bisweilen $^2/_7$ (202). Oberhalb der Laubblätter folgen die wenig zahlreichen (meist bis 5), ebenfalls gedrängten Tragblätter der Blüten; schwächere Pflanzen entwickeln nicht selten nur Laubtriebe, ohne in der Verjüngungsweise abzuweichen.

In den Achseln der oberen Stengelblätter und der Blütentragblätter kommen häufig Bulbillen zur Entwicklung, an stärkeren Pflanzen, besonders an Kulturformen, sitzen sie aber nach K. Sturm[1]) auch am ganzen Stengel. Man findet sie entweder einzeln oder zu 2—4 in der Achsel ihrer Tragblätter; die größten sind so dick und etwa doppelt so lang wie eine Erbse, die dünnsten noch nicht halb so dick; zuweilen besitzen sie einen bis 1 cm langen Stiel. Am oberen Stengelende, wo sich die Blätter oft schopfartig häufen, können demgemäß auch die Bulbillen sehr zahlreich sein; Sturm zählte in dieser Gegend bis zu 22. In einigen Fällen fand er neben einer Blüte noch eine Bulbille; diese können

[1]) K. Sturm, *Lilium bulbiferum* L. und *Lilium croceum* Chaix. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. Jahrgang 54, 1910. S. 1—13.

sogar nach Hesselmann (87) floralen Charakter annehmen. Zur Blütezeit bestehen die Bulbillen (Fig. 269 A) aus 4 fleischigen, sich scheidig umfassenden, zweizeiligen Niederblättern; das erste von ihnen ist mit dem Rücken der Abstammungs-



Fig. 268. *Lilium bulbiferum.*
A Zwiebel im November, 1:1. B Grundachse im Sommer nach Entfernung aller Blätter bis auf das oberste, 1:1. C Herangewachsene Hauptknospe aus der Zwiebel im Herbst, 1:1. (A Orig. H. Astheimer, B u. C nach Irmisch.)

achse zugekehrt, entspricht also einem adossierten Vorblatt (202). An kräftigen Bulbillen entwickeln sich oft schon im Herbst einige am Vegetationspunkt ange-

legte Blätter (Fig. 269 B u. C). An den Bulbillen, die eine teilweise Umbildung zu Blütenorganen erfahren hatten, fand Hesselmann vollkommne Spiralstellung der Blattorgane, deren erstes ebenfalls mit dem Rücken seiner Mutterachse zugekehrt war. Die Farbe der Bulbillen ist hell oder lebhaft grün, oft mit braunen, von Anthocyan herrührenden Tupfen, oder auch tief braunrot. Die Schuppenblätter, aus denen eine Bulbille besteht, zeigen eine spaltöffnungsfreie Epidermis, deren Zellen stark verdickte Außenwände besitzen, und ein Stärkeparenchym mit getüpfelten Zellwänden, welches von Gefäßbündeln mit kräftig entwickeltem

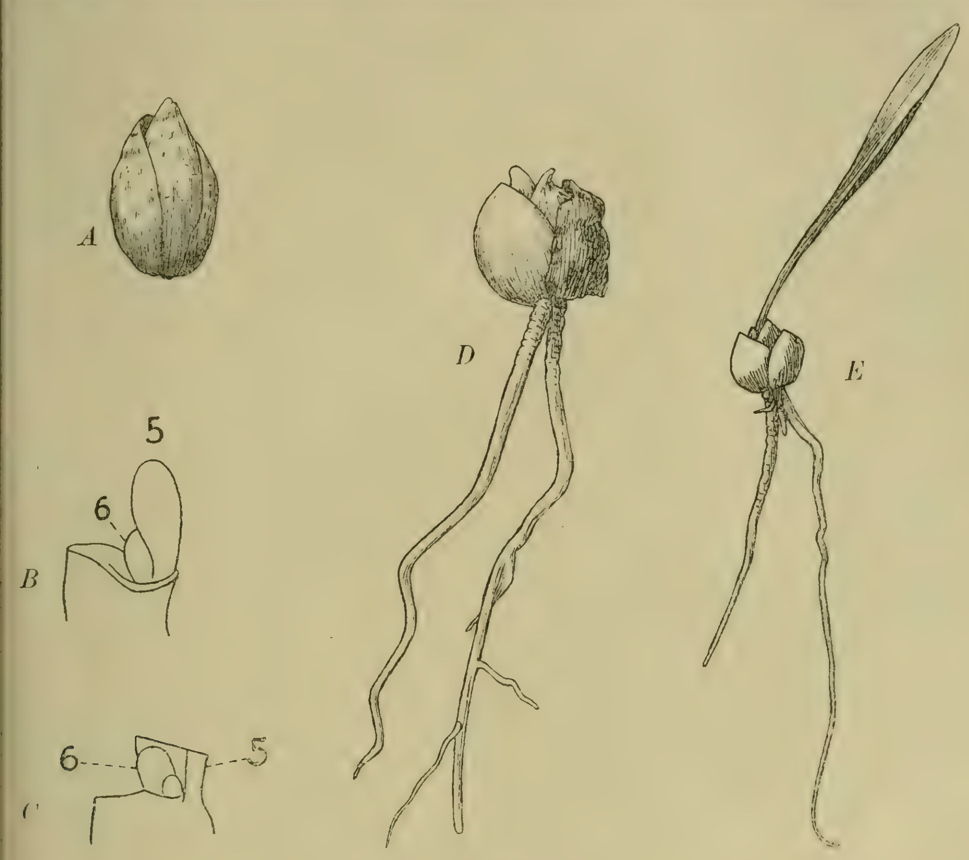


Fig. 269. *Lilium bulbiferum.*

A Abgefallene Bulbille, 5:2. B Innerste (5. und 6.) Blätter einer Bulbille, 20:1. C Das 5. (abgeschnittene) und 6. Blatt und der Vegetationspunkt aus dem Innern derselben Bulbille, 20:1. D Bewurzelte und in der Entfaltung begriffene Bulbille im April, 5:2. E Austreibende Bulbille im Mai, 1:1. (Orig. K. und H. Astheimer).

Weichbast durchzogen ist. Diese Brutzwiebelchen enthalten neben ihrem Vegetationspunkt oft schon Anlagen von Achselknospen, pflegen sich schon an der Mutterpflanze zu bewurzeln und wachsen nach ihrer Ablösung zu neuen, allmählich erstarkenden Stöcken aus. Die Erstarkungsstadien (Fig. 269 D u. E) sind denen jüngerer Sämlingspflanzen ähnlich, die erst ein einziges Laubblatt produzieren und mit dessen scheidig erweiterter Basis die Terminalknospe umschließen; der sympodiale Wuchs wird erst später mit dem Auftreten des ersten mehrblätterigen und im Herbst absterbenden Lichtsprosses eingeleitet. *Lilium croceum*, für welches der

Mangel von Bulbillen als Unterscheidungsmerkmal gegen *L. bulbiferum* angegeben zu werden pflegt, entbehrt diese nach den Untersuchungen von Heinricher[1]) keineswegs, sondern bildet sie häufig in reichlicher Menge. Dasselbe Individuum, das in einem Jahre bulbillenfrei ist, kann später reichlich Bulbillen bilden, und die aus Samen einer bulbillenfreien Mutterpflanze erzogene Nachkommenschaft kann zahlreiche Bulbillen tragen. Da letztere oft erst nach dem Blühen entstehen, so mag dieser Umstand wohl zum Teil die Angaben über die Bulbillenlosigkeit der Pflanze veranlaßt haben. Nach den von Heinricher durchgeführten Kulturen scheinen die Individuen in der Tendenz, Bulbillen zu bilden, verschieden veranlagt zu sein, doch ist zweifellos für ihre Produktion auch der Ernährungszustand der Pflanze von großer Bedeutung; auch dürften zwischen Blüten- und Bulbillenbildung korrelative Verhältnisse obwalten, sodaß bei Steigerung der einen Bildung die andre gemindert erscheint. Die Bulbillenproduktion dürfte bei der aus Bulbillen hervorgegangnen Nachkommenschaft reichlicher stattfinden als bei der aus Samen erzogenen; sie scheint bei dieser auch früher, schon vor der Blüte, einzutreten, während sie bei Sämlingen sich verzögert und erst nach der Blüte beginnt. Die aus Bulbillen hervorgegangenen Nachkommen bringen an den von ihnen erzeugten Bulbillen genau die Eigentümlichkeiten der Mutterbulbille zur Ausprägung. Die Bulbillen entstehen ganz vorwiegend einzeln, seltener zu 2, 3 oder gar 4 in den Blattachseln, haben, wenn sie gut ausgebildet sind, die Größe eines Hanfkornes bis zu der eines Kirschensteines und eine grüne, blaßgrüne, auch eine braune oder braun getupfte Färbung.

Im anatomischen Bau der Achsenorgane gibt *L. martagon* wegen des Anastomosennetzes ihrer nach dem Palmentypus verlaufenden Gefäßbündel, an das sich außerdem das Beiwurzelskelett anschließt, ein ziemlich verwickeltes Bild; dagegen ist das Grundgewebe im Rhizom weniger differenziert als im oberirdischen Stengel, und in Rinde und Mark gleichartig ausgebildet. Der Gefäßteil der Bündel umgibt die zartwandigeren Elemente weniger regelmäßig als bei *Fritillaria*, doch ist die konzentrische Lagerung deutlich (55). In die Zwiebelschalen treten 3 Gefäßstränge ein (28), mechanisches Gewebe fehlt ihnen (61) und wird durch die stark verdickte Epidermis ersetzt (183); sie speichern reichlich Stärke, und auffallend hoch ist auch der Aschengehalt der unterirdischen Teile (31, II. S. 756). In der oberirdischen Achse ist, wie bei vielen andern typischen *Liliaceen*, unter dem äußeren chlorphyllhaltigen Rindenparenchym ein hohlzylindrisches mechanisches Gewebe aus parenchymatischen, wenig verdickten, aber verholzten Zellen ausgeprägt, dessen Fasern sich scharf gegen die Rinde absetzen, während im innern Zentralzylinder die dickwandigen und getüpfelten Elemente allmählich in das markartige Parenchym übergehen. Die Gefäßbündel treten aus den Blättern konvergierend in den Stengel ein, verlaufen im mechanischen Ring und innerhalb desselben in mehreren Kreisen und vereinigen sich mit den tieferen Strängen, um in der für die monokotylen Zwiebelpflanzen charakteristischen Weise den Stengel der Länge nach zu durchziehen (55). Kristallschläuche, wie sie im unbeblätterten Schaft vieler andern *Liliaceen* reichlich aufzutreten pflegen, fehlen hier, und dieser Unterschied deutet auf eine Verschiedenheit des Stoffwechsels hin, die mit der rascheren oder langsameren Ablagerung der Reservestoffe im Zusammenhang zu stehen scheint.

---

[1]) E. Heinricher, Über Androdiöcie und Andromonöcie bei *Lilium croceum* Chaix und die systematischen Merkmale dieser Art. Flora, Bd. 98, 1908. S. 363—378. — A. Zur Frage nach den Unterschieden zwischen *Lilium bulbiferum* L. und *Lilium croceum* Chaix. B. Über die Geschlechtsverhältnisse des letzteren auf Grund mehrjähriger Kulturen. Daselbst, N. F. Bd. 3, 1911. S. 54—73.

Von der *Lilium*-Wurzel ist nur die diarche Struktur ihres Zentralstranges zu erwähnen[1]); dementsprechend treten auch die Seitenwurzeln immer in 2 Längsreihen auf[2]). Die Anlage der Adventivwurzeln wurde von A. Borzì[3]) untersucht.

Die dorsiventralen Blätter bieten in ihrem Bau (167, S. 390) wenig Charakteristisches. Die Epidermis zeigt bei *L. martagon* auf der Blattunterseite gewellte Wandungen; über den Nerven liegen aber längsgestreckte schmale Zellen mit graden Wänden. Bei *L. bulbiferum* und *L. croceum* ist nach Heinricher und Sturm (a. a. O.) die Wellung der Epidermiszellwände weniger ausgeprägt; Längsstreifen von meist 2 Zellreihen, deren Außenseiten sich papillenartig vorwölben und dort eine stark gerunzelte Cuticula aufweisen, kommen auf der Blattoberseite bei beiden Arten vor, wenn sie auch bei *L. bulbiferum* oft weniger ausgesprochen sind und selbst ganz fehlen können. Die Spaltöffnungen aller genannten Arten sind auffallend groß; Loew bestimmte die Länge der Schließzellen zu 68—76 μ, ihre Breite zu 22,5 μ; die Spalten sind bei *L. bulbiferum* länger und schmäler als bei *L. martagon*, die starke Erweiterungsfähigkeit der Spalten hat schon H. von Mohl (32, S. 38) bemerkt. Die Eingangs- und Ausgangsleistungen der Schließzellen sind gleich stark entwickelt. Die durchschnittliche Zahl der Spaltöffnungen ist bei *L. bulbiferum* größer als bei *L. martagon*. Im übrigen zeigt das *Lilium*-Blatt den gewöhnlichen bifazialen Bau; auf der Epidermis der Unterseite fand Fuchsig (a. a. O.) bei *L. bulbiferum* 2—6 mal, bei *L. martagon* 5—10 mal so viele Spaltöffnungen als an der Blattoberseite. Das ganze Grundgewebe ist chlorophyllführend, an der Oberseite liegen palissadenähnliche Zellen, darunter folgen bis zur Epidermis der Unterseite rundliche bis quer gestreckte (Fuchsig, a. a. O.); besondere Festigungseinrichtungen fehlen; im Holzteil sind die Gefäßwandungen ausschließlich mit spiraligen Verdickungen versehen. Die unterseits mattere Färbung des Blattes wird (bei *L. bulbiferum*) durch einen schwach entwickelten Wachsüberzug hervorgerufen, der als Schutz gegen Transpirationsverlust wirkt. Auch das Wassergewebe der Blätter spielt in dieser Richtung sicher eine Rolle. Die Veränderlichkeit der Haarbekleidung von *L. bulbiferum* hat P. Theorin[4]) zum Gegenstand einer Studie gemacht; auch *L. martagon* variiert in dieser Beziehung mehr oder weniger.

Die Gewebeelemente der Lilien sind bis auf die feinsten Struktureigentümlichkeiten besonders scharf differenziert, die Plasmakörper ihrer Zellen durch Lebensenergie und Reaktionsfähigkeit ausgezeichnet, die Zellkerne und ihre Chromosomen in der diploiden Generation sehr groß — Eigenschaften, die das rasche und ausgiebige Wachstum dieser Pflanzen auch an ihrem inneren Zelleibe zum Ausdruck bringen.

Die Blüten von *Lilium* entspringen aus den Achseln hochblattartiger Tragblätter und sind mit einem seitlichen Vorblatt ausgestattet; dieses steht (50, S. 153) bei *L. bulbiferum* bald transversal, bald schräg nach rückwärts und bestimmt dadurch auch die Stellung des unpaaren äußeren Perigonblattes, welches dem Vorblatt diametral gegenüber liegt. Die Blüte des obersten Tragblattes kann (bei *L. martagon*) verkümmern, in andern Fällen wird das Vorblatt der obersten Blüte unterdrückt (202). Der Tracht nach erscheint der Blütenstand

[1]) Nach De Bary (32, S. 371) und L. Kny, Text zu Botan. Wandtafel Nr. 18.

[2]) Nach Ph. Van Tieghem, Sur la formation quadrisériée des radicelles dans les racines binaires des Phanérogames. Bull. Soc. Bot. de France. Bd. 9, 1887. S. 11—16.

[3]) Formazione delle radici laterali nelle Monocotiledoni. Malpighia, Bd. 2, 1888. S. 53. ff.

[4]) Bidrag till kännedomen om växttrichomerna i synnerhet rörande deras föränderlighet. Arkiv för Botanik. Bd. 1, 1903. S. 147—183.

von *L. bulbiferum* als wenigblütige Dolde mit aufrechten Blüten (Fig. 270), während er bei *L. martagon* und verwandten Arten eine lockere Traube mit mehr oder weniger abwärts geneigten Blüten bildet. Die Anlage der Blüten erfolgt nicht wie bei den früh blühenden Zwiebelpflanzen in der dem Blühen vorausgehenden Vegetationsperiode, sondern erst bei Beginn der laufenden, sodaß die jüngsten Entwicklungszustände noch einige Monate vor der Blütezeit vorhanden sind (170, S. 20). Die Spirale der Blütenteile ist bald links-, bald rechtsläufig. Nach Schumann (170) sollen die jüngsten Aussprossungen des Blütenvegetationskegels immer an den Stellen gebildet werden, an denen die größten Lücken zwischen den bereits angelegten Organen vorhanden sind und also auch die Druckminima liegen. Unter dieser Annahme lassen sich dann die Anomalien in der Stellung der Blütenteile, so z. B. der an der obersten Blüte von *L. bulbiferum* vorkommende Wechsel von hintumläufiger Stellung in vornumläufige, durch Kontaktverhältnisse erklären.



Fig. 270. *Lilium bulbiferum.*
Oberer Teil einer blühenden Pflanze, 1 : 2.
(Orig. Photo Dr. W. Lang.)

Bei den Messungen des Wachstumes von Lilienblüten ergab sich eine ähnliche große Wachstumsperiode, wie sie von Laubblättern bekannt ist, und zwar fällt ihr Höhepunkt in das dem Aufblühen vorhergehende Zeitintervall; am spätesten erlischt das Wachstum an der Basis der Perigonblätter[1]). Der regelmäßig aktinomorphe Bau der Blüten zeigt höchstens durch eine Krümmung des Griffels eine leichte Hinneigung zur Zygomorphie. Doch wurden bei *L. bulbiferum* von Pippow[2]) seitliche Blüten beobachtet, die median zygomorph ausgebildet waren; die 3 äußeren Perigonblätter waren normal, die beiden unteren inneren mit einem tiefen Einschnitt versehen, das obere innere ungeteilt oder ebenfalls mit einem Einschnitt; auch an einer aktinomorphen Gipfelblüte zeigte jedes der unteren Perigonblätter einen tiefen Einschnitt; bei allen diesen abnormen Blüten war der Griffel verkümmert. Auch bei *L. martagon* beobachtete Pippow[3]) ähnliche Einschnitte an den Perigonblättern und führt sie darauf zurück, daß in der Knospe die Perigonblätter, anstatt mit den Rändern aneinander vorüber zu wachsen, vermöge kleiner Verschiedenheiten ihrer Richtung und Krümmung an einzelnen Punkten aufeinander stoßen und sich hier im Wachstum hemmen. Die von L. Müller (121) und S. Stadler (**176**) für einige ausländischen Lilienarten festgestellten Strukturverhältnisse der Perigonblätter haben im allgemeinen auch für unsere einheimischen Arten Geltung. Vorwiegend bestehen die Blütenblätter aus stark lakunösem Schwammparenchym, das durch die Auszweigungen der meist zu 6 eintretenden Gefäßbündel mechanisch verstärkt wird. Die Epidermis führt zahlreiche Spaltöffnungen, deren Schließzellen mit Stärkekörnern angefüllt sind. Die Epidermiszellen oder unter ihnen gelegene Zellschichten sind der Sitz von Chromo- und Chloroplasten, sowie im Zellsaft gelöster roter, brauner und anderer Farbstoffe, die in mannigfachen Kombinationen die Farben und Zeichnungen des Perigons hervorrufen. Das Nektarium liegt bei unsern Arten im Grunde einer fast geschlossenen Hohlrinne, die von papillenführenden Längsleisten der Perigonblätter überdeckt wird (Fig. 270 B; 271 C u. D). Dort bildet das Nektargewebe einen im Querschnitt meist sichelförmigen Komplex von zahlreichen kleinen, oft 6eckigen Zellen mit trübem grobkörnigen Inhalt; die darüber gelagerte Epidermis ist frei von Spaltöffnungen und läßt das zuckerhaltige Sekret durch die kutikularisierten Außenwände hindurchtreten. An dieses Nektarium schließt sich ein reichlich entwickeltes Anastomosennetz von Gefäßbündeln an, die aus Spiral- und Netzgefäßen und einigen engen schlauchförmigen Zellen bestehen. Das in Tropfenform außen hervortretende Sekret sammelt sich im Grunde der Rinne an und ist hier nur für einen dünnen, in den Eingang des Hohlkanales eingeführten Insektenrüssel zugänglich. — Eine extraflorale Nektarausscheidung fand Delpino (35) an der Spitze der 3 äußeren Perigonblätter von *L. croceum* in Form eines Grübchens, das nur vor der Aufblühzeit sezerniert und als myrmekophile Einrichtung anzusehen ist, da der ausgeschiedene Nektar Ameisen anlockt.

Die Pollenkörner der einheimischen Lilienarten besitzen (nach **139**) eine Längsfalte und sind auf der Außenhaut mit einem Netzwerk aus unregelmäßigen eckigen Maschen überzogen, die an der Rückenseite des Kornes größer sind als gegen die Falte hin (45). Die Pollenzellen von *L. martagon* sind durchschnittlich 100 μ lang und 31 μ breit (**208**), die von *L. bulbiferum* 51 μ lang und 40 μ

[1]) Nach A. Kraetzer, Über das Längenwachstum der Blumenblätter und Früchte. Inaug.-Diss. Würzburg, 1900.

[2]) Über zygomorphe Blüten bei sonst regelmäßige Blüten bildenden Pflanzen. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 1877. Bot. Zeitung, Bd. 36, 1878, S. 649.

[3]) Über das Auftreten scheinbarer Zygomorphie bei regelmäßigen Blüten. Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 1877. S. 107—120.

breit (126). Sehr reichlich wird der Pollen von Tröpfchen eines orangefarbenen oder gelben fetten Öles begleitet, das ihn in hohem Grade klebrig macht und das Verwehen durch den Wind verhindert; die netzige Skulptur der Exine erleichtert das Anhaften des Öles und das Verkleben der einzelnen Körner. Mit der völlig freien Lage des Pollens in der ungeschützten Blüte steht seine Widerstandsfähigkeit gegen Befeuchtung im Zusammenhang (**112**). Die Pollenkörner von *L. croceum*, *L. bulbiferum* und *L. martagon* keimen in destilliertem Wasser, die von *L. bulbiferum* auch auf reinem Agar und auf Agar mit Zusatz von 10 % Zucker, dagegen nicht in Leitungswasser, die von *L. martagon* werden in ihrem Wachstum durch Zusatz von Zitronensäure sehr gefördert[1]).

Der schlanke, 11 mm lange Fruchtknoten von *L. martagon* enthält zahlreiche Samenanlagen so angeordnet, daß auf dem Querschnitt je 2 in einem Fache erscheinen. Der 18 mm lange Griffel trägt eine kopfige Narbe, die dadurch 3lappig wird, daß sie mit 3 von der Mitte ausgehenden Vertiefungen versehen ist. Ihre Oberfläche ist mit 3zelligen, bisweilen verzweigten Papillen besetzt, die eine Länge von 232—240 μ haben und durch ihr Sekret die Pollenkörner festzuhalten geeignet sind. Der Griffel ist von einem Kanal durchzogen, der im oberen Teil auf dem Querschnitt kleeblattförmig, gegen die Basis 3strahlig aussieht und innen von einer einfachen Schicht leitenden Gewebes ausgekleidet ist, in welchem sich ebenso wie in den Narbenpapillen Glukose, aber keine Stärke findet (181, S. 25). Bei *L. martagon* und den verwandten Arten zeichnet sich der Griffel durch positiven Heliotropismus aus und krümmt sich infolgedessen im Verlaufe der Anthese einseitig dem Lichte entgegen; Kerner (**95**) beobachtete, daß diese Krümmung unterbleibt, wenn die Narbe im Anfang des Blühens schon bestäubt worden war. An Blüten von *L. bulbiferum*, die vom Knospenzustand an in einer horizontalen Lage festgehalten worden waren, bemerkte Heineck[2]), daß Staubblätter und Griffel sich an ihrem vorderen Ende etwas aufwärts bogen und die Staubblätter nicht so stark spreizten, wie an Blüten in normaler Stellung.

Von Sexualvariationen hat zuerst Borbas[3]) über Blüten von *L. bulbiferum* mit verkümmertem Pistill aus dem Recinatal berichtet, und Focke (62) solche mit tauben Antheren bei *L. croceum* in Gärten Bremens beobachtet. Heinricher (a. a. O.) und Sturm (a. a. O.) stellten das Vorkommen männlicher Blüten in andromonöcischer und androdiöcischer Verteilung für *L. bulbiferum* fest. Für *L. croceum* fand Heinricher, daß das Auftreten von männlichen Blüten sehr regelmäßig zu beobachten ist und z. B. an den Standorten in Südtirol (Monte Baldo, Serrada, Monte Maggio) die Pflanzen mit ausschließlich männlichen Blüten in stark überwiegender Zahl vorhanden waren. Sie waren im allgemeinen kleiner und schmächtiger als die zwittrigen und andromonöcischen Pflanzen, durchschnittlich 33—34 cm hoch und in der Regel einblütig, selten zweiblütig; ihre Perigonblätter hatten eine Länge von nur 45—50 mm, während sie bei Zwitterblüten 60—68 mm lang werden. Die männlichen Blüten enthalten einen Rest des Gynäceums in verschiedenen Graden der Reduktion; am häufigsten ist er nur 3—5 mm lang, bisweilen der Fruchtknoten ganz verschwunden, in andern Fällen sind bis 17 mm lange Rudimente vorhanden oder ein schlanker Fruchtknoten mit anscheinend normalem Griffel und Narbe. Die zwittrigen und andromonöcischen Pflanzen waren selten kleiner als 50 cm, mei-

---

[1]) L. Jost, Über die Selbststerilität einiger Blüten. Botan. Zeitung. Bd. 65, 1907. I. Abt. S. 95, 105.

[2]) Experimentelle Beiträge zur pflanzenpsychologischen Hypothese. Zeitschr. f. d. Ausbau der Entwicklungslehre. Bd. 2, 1908. Heft 8/9.

[3]) Teratologisches. Österr. Botan. Zeitschr. Bd. 35, 1885. S. 12—14.

stens über 60 cm hoch, die zwittrigen häufig ebenfalls einblütig, doch auch nicht selten zweiblütig, ausnahmsweise dreiblütig, die andromonöcischen 2—4 blütig mit den Zwitterblüten am Grunde der Infloreszenz. Kulturversuche mit den Pflanzen vom Monte Baldo ergaben, daß das Geschlecht eines Individuums nicht fixiert ist, da ursprünglich männliche Pflanzen in der Folge zu rein zwittrigen oder polygamen wurden. Die männlichen Blüten sind als Hemmungsbildungen, die infolge von Mangel an Baustoffen entstehen, aufzufassen und erscheinen vorwiegend an Erstlingsblühern, wobei sich häufig rein männliche Pflanzen ergeben, oder an mehrblütigen Trieben als die letzten Blüten, sodaß Andromonöcie entsteht. In der Kultur treten bei Pflanzen, die nicht Erstlingsblüher sind, die männlichen Blüten gegenüber den zwittrigen sehr zurück und die guten Ernährnngsverhältnisse steigern die Zahl der an einem Triebe zur Ausbildung gelangenden Blüten. Sowohl aus Samen als aus Bulbillen können Erstlingsblüher hervorgehen, die entweder rein männlich, polygam oder rein zwittrig sind; möglich ist es, das die rein männlichen Triebe vorwiegend jugendliche, aus Bulbillen entstandene Nachkommenschaft darstellen.

Die Blühperiode fällt bei *L. martagon* in den Sommer, für Wien (nach **49**) im Mittel auf den 11. Juni, *L. bulbiferum* hat dort eine etwas frühere Blütezeit, im Mittel den 31. Mai; *L. croceum* fand Heinricher in Südtirol Ende Juni in Blüte; für *L. carniolicum* wird (4) der Juni als Blütezeit angegeben.

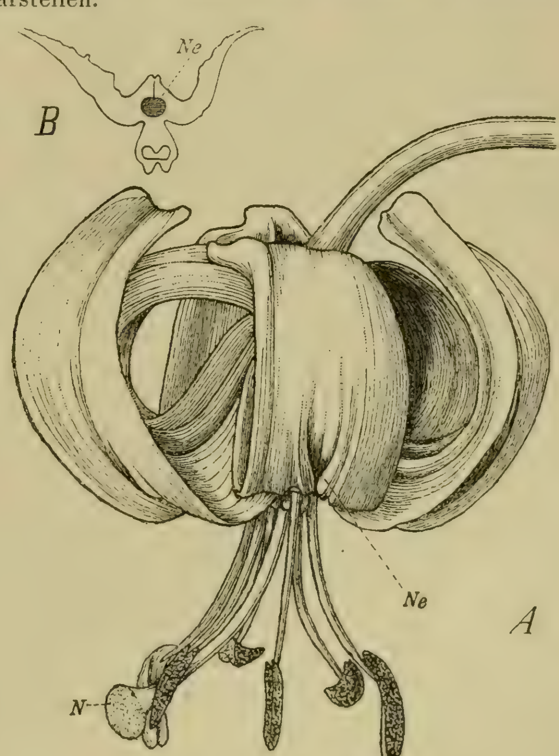


Fig. 271. *Lilium martagon.*
A Aufgeblühte Blüte; N Narbe, Ne Eingang zum Nektarium; 2 : 1. B Querschnitt durch den unteren Teil eines Blütenhüllblattes, Ne das Nektarium. 4 : 1. (Orig. K.)

Die Bestäubungseinrichtung der mitteleuropäischen Lilien hat bereits die Aufmerksamkeit der älteren Biologen (**174**, **187**) gefesselt, der Bestäubungsvorgang selbst wurde jedoch erst durch F. Delpino (**32**), H. Müller (**145**) und A. Dodel (**38**) festgestellt.

An den eben sich erschließenden, nach unten herabhängenden Blüten von *L. martagon* (Fig. 271 A) umgeben die gerade vorgestreckten 6 Staubblätter den zwischen ihnen gelegenen, noch nicht gekrümmten Griffel derart, daß er von außen nicht zu sehen ist; auch bilden jetzt die Antheren die unmittelbare Verlängerung der Filamente. Während sich nun die Perigonblätter immer mehr nach außen zurückschlagen, treten die Staubblätter auseinander und biegen sich nebst dem Griffel nach außen. Schon in diesem Anfangszustand der Blütenentfaltung ist (nach **95**) die Narbe belegungsfähig, die Antheren sind aber noch geschlossen; auch Loew fand (bei Spielmannsau im Algäu, 20. Juli 1899) die Blüten schwach protogynisch. Kurze Zeit später kippen die Antheren an ihrer gelenkartigen

Anheftungsstelle am Filament so um, daß ihre Fächer vom Innern der Blüte fort nach unten und außen gewendet werden; dann öffnet sich zwischen je zwei benachbarten Fächern ein gemeinsamer Längsriß, wodurch der reife Pollen frei gelegt wird, ohne aber wegen der ihn zusammenhaltenden Öltröpfchen auszufallen. Gleichzeitig haben sich die dickfleischigen Perigonblätter völlig zurückgeschlagen, so daß jetzt die engen Zugänge zu den nektarhaltigen Hohlrinnen von den Seiten oder von oben her zugänglich sind (Fig. 271 A bei Ne). Dabei hat der Griffel durch eine hakenförmige Krümmung die rote, kopfig angeschwollene Narbe so eingestellt, daß sie exzentrisch zu den Pollenstreuflächen der Antheren zwischen diesen hervorragt. Nach Loews Messungen sind die Perigonblätter 32—36 mm lang und etwa 8 mm breit und schlagen sich bis auf etwa $^2/_3$ ihrer Länge zurück; die mit purpurgrünen Warzen und kurzen weißen Papillen besetzte Nektarrinne (Fig. 271 B) ist 11—12 mm lang und folgt unten dem nicht umgeschlagenen Perigonabschnitt, um sich dann mit diesem auswärts zu biegen; die hier divergierenden Seitenkanten lassen in der grün gefärbten Rinne einige Nektartröpfchen sichtbar werden. Die gelbweißen Filamente sind 23 mm lang, ihre schwärzlichen, mit gelben Pollen erfüllten Antheren 10 mm. Auf dem 11 mm langen, schlanken Fruchtknoten erhebt sich der bogig gekrümmte, etwa 20 mm lange Griffel. Legt man an einer ganz erschlossenen Blüte eine Ebene durch die 6 Nektarzugänge der Perigonblätter (Nektarzone) und eine andere durch die 6 Anheftungsstellen der Antheren (Pollenzone), so haben beide einen Abstand von 13 bis 20 mm; die Narbe liegt ungefähr in der Höhe der Pollenzone. Die Färbung der Blüten ist bei der gewöhnlichen Form schmutzig hellpurpurn mit dunkleren Flecken, kann aber in Weiß (var. *albiflorum* Vuk.), Schwarzrot (so bei Florenz), Blutrot mit purpurnen Flecken (var. *sanguinei-purpureum* Beck; so in der Hercegowina), oder Weinfarbig-purpurn ohne Flecken bei kleinerem fleischigen Perigon (Rasse *Cattaniae* Vis. in den illyrischen Ländern) sich abändern. Die weiß blühende Form stellt wohl nur eine regellos auftretende Variation dar, die in den verschiedensten Florengebieten, wie Deutschland, Frankreich, Kroatien u. a. beobachtet wurde. Auch die Ausbreitung der dunklen Flecke ist stark veränderlich; sie können sich z. B. zu großen, fast schwarzen, zusammenfließenden Partien ausdehnen, wie bei der var. *tigrinum* Uechtr. im Waldenburger Gebirge in Schlesien[1]).

Die Gesamtkonstruktion der Blüte stellt sich nach Delpino als Umfliegungseinrichtung (vom *Methonica*-Typus) dar, bei der die Bestäubung in legitimer Weise nur von solchen Besuchern ausgeführt werden kann, die keines festen Sitzplatzes in der Nähe der Nektarzugänge bedürfen, sondern frei im Umkreise der Blüte schwebend ihr Saugorgan in die Nektarlöcher des Perigons einsenken und dabei notwendig mit der Unterseite ihres Körpers die Pollenstreuflächen der hin und her pendelnden Antheren berühren müssen. Bei nachfolgendem Besuch einer zweiten Blüte, an der sie auch die exzentrisch vorstehende Narbe streifen müssen, setzen sie den aufgeladnen klebrigen Pollen in einer für die Fremdbestäubung günstigen Weise teilweise wieder ab. Zur Anlockung der Tiere dient ein den Blüten des Türkenbundes eigentümlicher, gegen Abend sich verstärkender hyazinthenähnlicher Duft. Als normalen Bestäuber stellten H. Müller in Mitteldeutschland und Dodel bei Zürich das am Tage fliegende Taubenschwänzchen (*Macroglossa stellatarum*) fest, dessen Tätigkeit an den Blüten grade so verläuft, wie es der Ausbeutung der Umfliegungseinrichtung entspricht. Als besondere Eigentümlichkeit im Besuch der genannten *Sphingide* hebt Dodel die zappelnden Beinbewegungen hervor, die sie während des Schwebens an den Blüten ausführt und durch die das Heraustreten der Pollenkörner aus den wackelnden Antheren

[1]) Jahresb. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Bd. 50, 1875. S. 15.

wesentlich befördert wird. Die Rüssellänge des Taubenschwänzchens beträgt 25 mm, also ungefähr so viel wie der Abstand zwischen Pollen- und Nektarzone der Blüte; schwebt der Schwärmer in der Höhe der Pollenzone vor der Blüte, so kann er die Nektarlöcher bequem erreichen und seinen Rüssel in den Kanal einschieben. Bei Vallombrosa sah Delpino die Blüten von einer andern, nicht sicher bestimmten *Sphingide*, wahrscheinlich *Deilephila euphorbiae*, besucht. Auch im Sitzen saugende Besucher finden sich an den Blüten ein, so in den Alpen Graubündens (145) 2 *Noctuiden* und 5 andere Schmetterlingsarten, die an den Staubfäden, dem Griffel oder den Perigonblättern anflogen und in unregelmäßiger Weise den Nektar gewannen; sie können wohl hier und da einmal Kreuzung bewirken, doch kommt das gegen die rasche Bestäubungstätigkeit des Taubenschwänzchens gar nicht in Betracht. Autogamie ist bei *L. martagon* nicht vollständig ausgeschlossen, sie kann durch die Besucher vollzogen werden und auch spontan stattfinden, da man (**174**, **95**) bisweilen 2 oder 3 Antheren mit der Narbe in Berührung findet. Selbstbestäubung ist auch von Fruchtbarkeit begleitet, denn Sprengel erhielt von einem Exemplar, dessen Blüten durch einen Gazebeutel vor Insektenzutritt geschützt waren, reife Samen.

Mit *L. martagon* stimmt *L. carniolicum* (und *L. chalcedonicum*) in der Bestäubungseinrichtung im wesentlichen überein, doch sind an dieser Art die normalen Bestäuber noch nicht beobachtet worden; da sie durch widerlichen Geruch und durch ihre bis 5 cm langen, leuchtend rotgelb gefärbten und mit kleinen dunklen Punkten gezierten Perigonblätter von *L. martagon* abweicht, so kommt als ihr Bestäuber vielleicht eine mit dem Taubenschwänzchen verwandte *Sphingide*, etwa *Macroglossa croatica* Esp., in Betracht, deren Fluggebiet ungefähr mit dem Verbreitungsareal der genannten Pflanze zusammenfällt.

Im Gegensatz zu den Schwärmerblumen der *L. martagon*-Gruppe sind die Blüten der Feuerlilien *L. bulbiferum* und *L. croceum* als Tagfalterblumen eingerichtet. H. Müller bezeichnet ihre feuerroten, weithin leuchtenden Blüten von fast 10 cm Durchmesser als die auffälligsten, welche die Alpen aufzuweisen haben und fand sie an den Abhängen des Suldentales von *Argynnis aglaja* und 2 *Polyommatus*-Arten reichlich besucht; Knuth (**102**) bemerkte bei Kiel an kultivierten Pflanzen Besuch von *Vanessa Io*. Die beiden einander sehr nahe stehenden *Lilium*-Arten bieten gerade in ihrer Blütenfärbung das einzige durchgreifende Unterscheidungsmerkmal: bei *L. croceum* ist nach Heinricher (a. a. O.) die Grundfarbe der Perigonblätter ein dunkles Orange, nur eine mittlere Partie, im allgemeinen von rhombischem Umriß, zeigt eine hellorange Färbung; bei *L. bulbiferum* ist Hellorange Hauptfarbe und nur Basis und Spitze der Perigonblätter zeigen dunkleres Orange. Bei beiden Arten richtet sich die Blüte schräg aufwärts, die Perigonteile, die mit braunvioletten Punkten oder kurzen Strichen gezeichnet sind, breiten sich trichterförmig auseinander und umschließen mit ihren unteren verengten Teilen röhrenartig die homogam entwickelten Geschlechtsorgane, welche in den Blüteneingang derart hereinragen, daß die Narbe etwas vor und unter die nach außen gekehrten, mit Pollen bedeckten Antherenfächer zu stehen kommt (Fig. 272 A u. B). Die Perigonblätter werden am Grunde von den früher beschriebenen, auf den Wülsten mit kurzen Wollhaaren besetzten Nektarrinnen (Fig. 272 C u. D) durchzogen, deren Eingang aber tiefer als bei *L. martagon*, fast am oberen Ende des verschmälerten Grundes der Perigonblätter liegt. Der Nektar ist wegen der Enge des Zuganges ebenfalls nur einem Schmetterlingsrüssel zugänglich. Setzt sich ein Besucher, der die normale Bestäubung vollzieht, auf das unterste Perigonblatt und schreitet auf ihm der Nektarquelle entgegen, so streift er unvermeidlich zuerst die Narbe, die am weitesten nach unten vorsteht, nachher die Antheren, und vermittelt so die Fremdbestäubung durch mitgeführten



Fig. 272. *Lilium bulbiferum.*

A Blüte von oben gesehen, 1 : 1. B Blüte von der Seite nach Entfernung von 2½ Blütenhüllblättern und 2 Staubblättern, 1 : 1. C Basis eines Blütenhüllblattes mit der Nektarrinne, 2 : 1. D Querschnitt durch den unteren Teil eines Blütenhüllblattes mit der Nektarrinne, 6 : 1. (Orig. K.)

Pollen. Spontane Autogamie infolge gelegentlicher Berührung zwischen Narbe und Antheren ist auch hier nicht ausgeschlossen. Delpino bildete aus *L. croceum* einen besonderen Untertypus der Umfliegungseinrichtungen (Tipo crocolirioide), der sich durch aufrechten großen Glockenbau von der Blumeneinrichtung des *L. martagon* unterscheidet. Er fand an älteren Narben unfehlbar Schmetterlingsschuppen und gibt als Bestäuber *Deilephila euphorbiae* an.

Bezüglich der Fruchtbarkeit der Feuerlilien hat man eigentümliche Unterschiede beobachtet, die mit der Herkunft der Pflanzen zusammenhängen. Auffallende Unfruchtbarkeit wurde z. B. bei *L. bulbiferum* durch Neubert[1]) nachgewiesen, vornehmlich aber von W. O. Focke (62, 65) an dem im nordwestlichen Deutschland auf Äckern verwildert vorkommenden *L. croceum* und einer von Buchenau auf dem rechten Weserufer bei Ritterhude nördlich von Bremen aufgefundenen und von Focke *L. Buchenavii* genannten Form eingehend untersucht. *L. Buchenavii* erzeugt ziemlich regelmäßig Brutzwiebeln in den Achseln der oberen Laubblätter, trägt aber in seltenen Fällen eine Kapsel, die der Kunth'schen Beschreibung von *L. croceum* entspricht; durch Größe und hochrote Färbung der Blüten weicht diese Pflanze von *L. bulbiferum* ab und gleicht in dieser Beziehung dem bisweilen kultivierten *L. davuricum*. Focke berichtet: „Ich hatte in meinem Garten eine Anzahl von Feuerlilien, die ich an verschiednen Stellen pflanzte und etwas verschieden behandelte. Ich mochte sie untereinander noch so oft bestäuben, ich mochte die an verschiednen Plätzen wachsenden Exemplare kreuzen, mochte den Blütenstaub aus den rein männlichen Blumen nehmen, kurz ich mochte die Versuche abändern wie ich wollte; ich erhielt während einer Reihe von Jahren nicht eine einzige Frucht. Da ich indessen annehmen konnte, daß meine Exemplare sämtlich auf vegetativem Wege voneinander abstammten, so schien es mir von Interesse, die Wirkung eines ganz fremden Blütenstaubes zu versuchen. Der Erfolg war ein überraschender; jede Bestäubung lieferte eine vollkommne Kapsel, wenn der Blütenstaub von einer andern Sorte von Feuerlilie genommen war. Ich verschaffte mir nun Feuerlilien von verschiedner Herkunft, bestäubte zunächst die Exemplare gleicher Abstammung untereinander und kreuzte sie dann gegenseitig: in dem einen Fall blieb die Bestäubung jedesmal erfolglos, in dem andern lieferte sie jedesmal eine Frucht". Focke faßte später das Hauptergebnis seiner zahlreichen Versuche in dem Satze zusammen, daß Feuerlilien derselben Paarkernbrut, d. h. nach anderer Ausdrucksweise die durch autogenetische Bestäubung oder auf endogamem Wege entstandenen männlichen und weiblichen Gameten, untereinander unfruchtbar, mit Pollen aus jeder andern Paarkernbrut, d. h. nach heterogenetischer Bestäubung oder wenn die beiderlei Gameten exogamen Ursprunges sind, dagegen fruchtbar sind. Eine Ausnahme hiervon bildet jedoch das auch in andrer Beziehung abweichende und wahrscheinlich eine besondere Rasse mit andern Sexualeigenschaften bildende *L. Buchenavii*, das sich als teilweise selbstfertil erwies und nach Selbstbestäubung entweder kleine und kümmerliche, oder seltner große und vollständige Kapseln ansetzte; mit größerer Sicherheit wurden jedoch auch hier vollständige Kapseln durch Pollen von irgend einer andern Form des *L. croceum* erzielt. Nach diesen Versuchsergebnissen darf angenommen werden, daß in der Tat bei *L. bulbiferum*, *L. croceum*, *L. Buchenavii* und andern verwandten Formen die Selbststerilität der verwildert auftretenden Individuen die Folge zu naher Blutsverwandtschaft und andauernder Vermehrung auf vegetativem Wege ist. Dabei ist der ökologische Umstand von größter Bedeutung, daß diese Wildformen mit ausländischen, unter sich ebenfalls nahe verwandten Arten gekreuzt sind, die unter fremdartigen Lebensbedingungen einer längeren Kultur ausgesetzt waren; ihre oft aus einem

[1]) Botan. Zeitung. Bd. 38, 1880. S. 157.

und demselben Mutterstock entstammenden Abkömmlinge vermochten in bestimmter Gegend nur als sterile Sproßindividuen sich auszubreiten und zu erhalten. Ganz ähnliche Verhältnisse sind bei den südeuropäischen Tulpenarten nachgewiesen worden.

Jenen mehr oder weniger zeugungsschwachen *Lilium*-Formen steht *L. martagon* als eine in ihrer sexuellen Fortpflanzung vollkommen gesicherte Art gegenüber, die reichlich Samen bildet und sowohl bei Allogamie wie bei Autogamie fruchtbar ist, dabei aber den Weg der vegetativen Vermehrung nur in Ausnahmefällen einschlägt; Gärtner (51, S. 562) beobachtete sogar Fruchtungsvermögen (Parthenokarpie) bei dieser Art. Es steht dieses Verhalten mit der gesamten Lebenslage dieser seit alter Zeit dem mitteleuropäischen Florengebiet angehörigen Art in Zusammenhang, die sich den ökologischen Bedingungen ihrer Umgebung in viel engerer Weise anzuschmiegen versteht, als jene von auswärts und aus Gartenkulturen erst in jüngerer Zeit eingedrungenen Formen, die sich unter abnormen Zeugungsverhältnissen in eine Reihe vorwiegend oder ausschließlich vegetativ aus einander hervorgehender Sproßindividuen auflösen. Ökologisch nehmen derartige Abkömmlinge offensichtlich eine Zwischenstellung zwischen den alteingebürgerten Arten und den Gartenrassen ein, aus denen sie unzweifelhaft ihren Ursprung ableiten. Wir unterscheiden sie als neotypische Bestandteile von den palaeotypischen Elementen der mitteleuropäischen Flora, die den vom Einfluß der menschlichen Kultur und der künstlichen Rassenzüchtung unberührten Grundstock der Pflanzenwelt ausmachen.

A

B

Fig. 273. *Lilium martagon.* Reifer Same, A von der Fläche, B im Querschnitt, 4 ; 1. (Orig. K.)

Frucht- und Samenbildung, Aussäung. Nach dem Blühen wird die Blütenhülle der Lilienarten längs einer basalen Trennungszone abgegliedert, deren Gewebe sich bereits im Knospenzustand ausbildet; die Lostrennung kommt durch bloßes Auseinanderweichen der absterbenden Zellen zustande[1]). Bei *L. martagon* nebst Verwandten tritt eine auffallende karpotropische Aufwärtskrümmung der zur Blütezeit nach unten gekrümmten Blütenstiele ein, die schon von Vaucher (187) bemerkt worden ist; er vergleicht die Fruchtstände in diesem Zustand mit ihren vertikalen Auszweigungen nicht unpassend mit Armleuchtern. Die Frucht wächst zu einer dickwandigen sechskantigen und kreiselförmigen Kapsel von 3—4,5 cm Länge heran, die sich bei der Reife fachspaltig mit 3 quergeaderten Klappen öffnet. Die Kapseln der übrigen Arten sind meist verkehrt-eiförmig, bei *L. bulbiferum* mehr birnförmig. Die Aussäung kann mit Hilfe des Windes, der die geöffneten Kapseln schüttelt, oder auf autochorem Wege beim Niedersinken der absterbenden Fruchtstände erfolgen. Die reifen Samen (Fig. 273) sind hellbraun gefärbt und flach zusammengedrückt; sie enthalten im Nährgewebe einen fädig-zylindrischen Keimling. Einzelne Punkte der Samenanatomie sind in den Arbeiten von Ebeling (48), Hirsch (89) und Tschirch (184) behandelt.

[1]) Nach C. Reiche, Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüten während der Entwickelung der Frucht vor sich gehen. Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 16, 1885. S. 640 f.

15. Gattung. Fritillaria L.

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner).

65. Fritillaria meleagris L. Schachblume. 636. F. tubiformis Gren. u. Godr. 67. F. tenella M. Bieb. 68. F. neglecta Parl. 69. F. imperialis L. Kaiserkrone.

Die Mehrzahl der *Fritillaria*-Arten, die sehr vielgestaltig und zum Teil in eng verwandte, schwer unterscheidbare Formenkreise zersplittert sind, gehört dem Mediterrangebiet an; nur *F. meleagris* besitzt eine weitere, mitteleuropäische Verbreitung. Eine Art, *F. imperialis,* die Kaiserkrone, entstammt ursprünglich den Gebirgen Zentralasiens von Persien, Afghanistan, Turkestan bis zum Himalaya. Sie wurde im Jahre 1575 aus Konstantinopel nach Wien und von dort in die europäischen Gärten gebracht; im Mediterrangebiet hat sie sich seitdem hie und da eingebürgert, verwildert aber auch sonst leicht. Alle Arten besitzen eine unterirdische Zwiebel, die meist aus 2 Speicherblättern gebildet wird und nur bei einigen außereuropäischen Arten Übergänge zur Zwiebelbildung des *Lilium*-Typus zeigt.

Am weitesten ausgedehnt ist das Verbreitungsgebiet von *F. meleagris*, dessen Nordgrenze von Großbritannien, Dänemark und dem südlichen Skandinavien bis nach Mittelrußland verläuft und das außerdem Frankreich südwärts bis zur Dauphiné und dem französischen und schweizerischen Jura, Deutschland, einen Teil der österreichischen Kronländer, Ungarn, Siebenbürgen, Galizien, Rumänien und Südrußland bis zum Kaukasus einschließt. Die Art bewohnt feuchte Wiesenhänge der unteren warmen Bergregion bis etwa 800 m aufwärts und tritt in der Ebene gern im Überschwemmungsgebiet von Flüssen auf, wo sie durch ihre starke vegetative Vermehrung sich leicht weiter auszubreiten vermag. Als höher aufsteigende Gebirgsform hat sich von hier die Nebenart *F. tubiformis* Gren. und Godr. (*F. delphinensis* Gren.) abgezweigt, die in den Seealpen, der Provence, Dauphiné, in Piemont und Südtirol einheimisch ist, bis zu 2000 m ansteigt und sich durch niedrigeren Wuchs und einen weniger tief dreiteiligen Griffel von der Hauptart unterscheidet.

Auch die übrigen Arten wachsen vorzugsweise auf Gebirgswiesen in niederer oder höherer Lage. So ist die zierliche, durch schmale grasartige Blätter und kleine trüb-purpurne oder gelbgrüne, purpurn überlaufene, würfelig gefleckte Blumenglocken ausgezeichnete *F. tenella* M. Bieb. (*F. montana* Hoppe) ebenfalls von den Seealpen bis Südtirol, dann aber weiter ostwärts durch die illyrischen Länder und Teile des Balkans, Südungarn, Siebenbürgen, Südrußland bis zum Kaukasus, sowie westwärts auch durch Italien verbreitet; sie bildet im dalmatinischen Karstgebiet (12, S. 252) neben zahlreichen andern Zwiebel- und Knollenpflanzen einen schönen Frühlingsschmuck der Heidevegetation. *F. neglecta* Parl. (*F. messanensis* Rchb.) bewohnt Istrien, Dalmatien und einen Teil der illyrischen Länder, steigt bis 2000 m hoch und entwickelt schmallineale, oben nicht quirlig gestellte Blätter nebst einem kleinen weitglockigen Perigon.

Keimung und Erstarkung. Bei *F. tenella*, deren Entwicklungsgeschichte von Irmisch (88, IV) sehr sorgfältig beobachtet worden ist, trat in Topfkulturen die Keimung der Samen im Februar ein. Das lange und dünne Keimblatt schiebt sich, wie auch sonst bei Typus 5 im Sinne von Klebs, mit hakenförmiger Schleife über den Boden und streift bei nachträglichem Wachstum des oberen Schenkels den Samen ab, sobald dessen Nährgewebe erschöpft ist (Fig. 274, 1). Der oberirdische Teil des Kotyledons ergrünt und assimiliert lebhaft; die durch einen feinen Spalt geöffnete Keimblattscheide wird frühzeitig bauchig aufgetrieben und umschließt die aus Niederblättern gebildete Stammknospe (Fig. 274, 2—4). Die mit Papillen besetzte Hauptwurzel färbt sich bald gelblich und stirbt schon

am Ende der ersten Vegetationsperiode (Ende Juni) ab. Zu dieser Zeit ist auch bereits die erste Zwiebel entwickelt, deren Speicherblätter aus den beiden fleischig werdenden und sich mit Stärke füllenden ersten Niederblättern der Stammknospe hervorgehen (Fig. 274, 6–9). Der Zusammenhang zwischen den beiden Zwiebelschuppen ist sehr lose, da sie nur durch die sehr kurze hypokotyle Grundachse verbunden sind und ihre sehr zarte Hülle von der früh verwesenden, dünnen Keimblattscheide

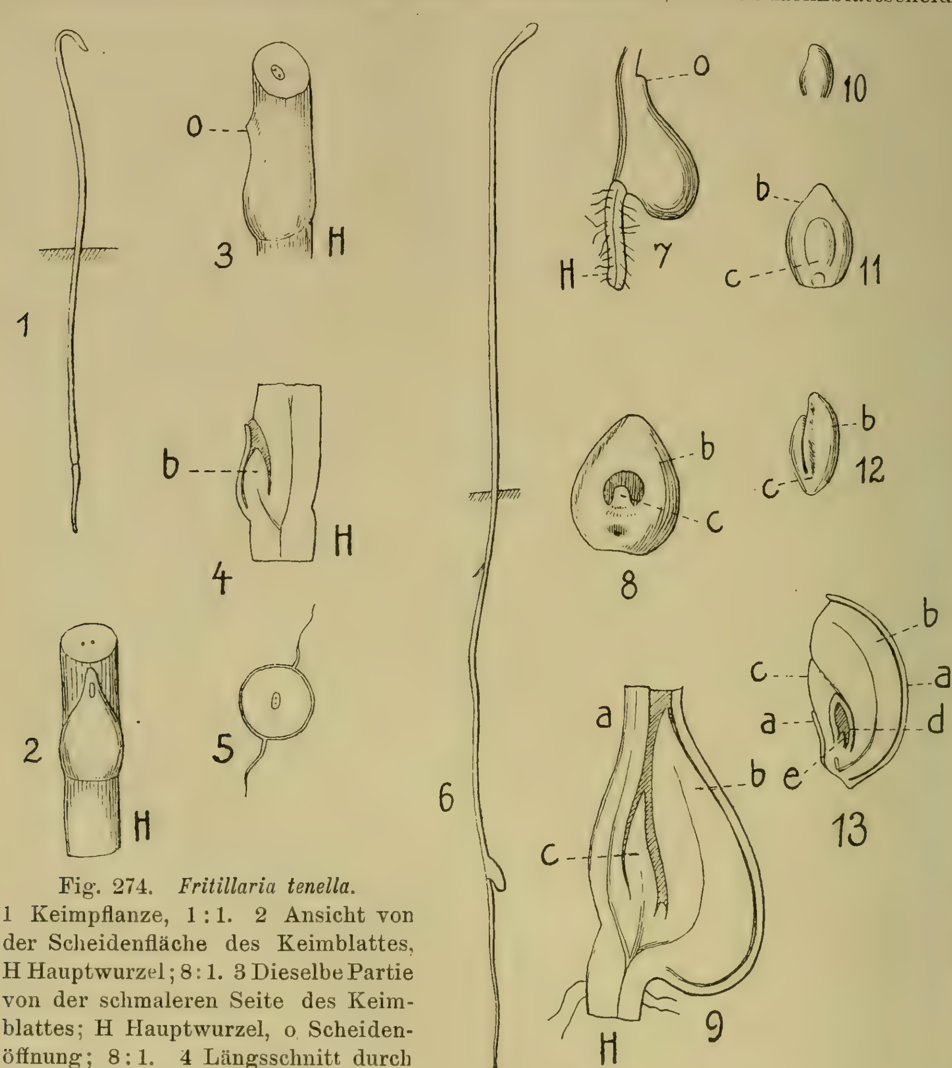


Fig. 274. *Fritillaria tenella.* 1 Keimpflanze, 1 : 1. 2 Ansicht von der Scheidenfläche des Keimblattes, H Hauptwurzel; 8 : 1. 3 Dieselbe Partie von der schmaleren Seite des Keimblattes; H Hauptwurzel, o Scheidenöffnung; 8 : 1. 4 Längsschnitt durch die Basis des Keimblattes und das folgende Blatt b; 8 : 1. 5 Querschnitt durch die Wurzel, 8 : 1. 6 Ältere Keimpflanze, 1 : 1. 7 Deren Keimblattbasis, o Scheidenöffnung; 5 : 1. 8 Nährblatt b von der Innenfläche, Nährblatt c von der Rückenfläche, vergr. 9 Längsschnitt durch das Keimblatt a, die Nährblätter b und c und ein viertes noch kleines Blatt, 8 : 1. 10 Das vierte Blatt isoliert und von der Seite gesehen, 25 : 1. 11 Zwiebel, aus den Nährblättern b und c gebildet, nach Entfernung der Reste des Keimblattes; vergr. 12 Dieselbe Zwiebel von den Seitenrändern der Nährblätter, vergr. 13 Längsschnitt durch eine noch von den Resten des Keimblattes a umgebene Zwiebel, b—e die folgenden Blätter; vergr. (Nach Irmisch.)

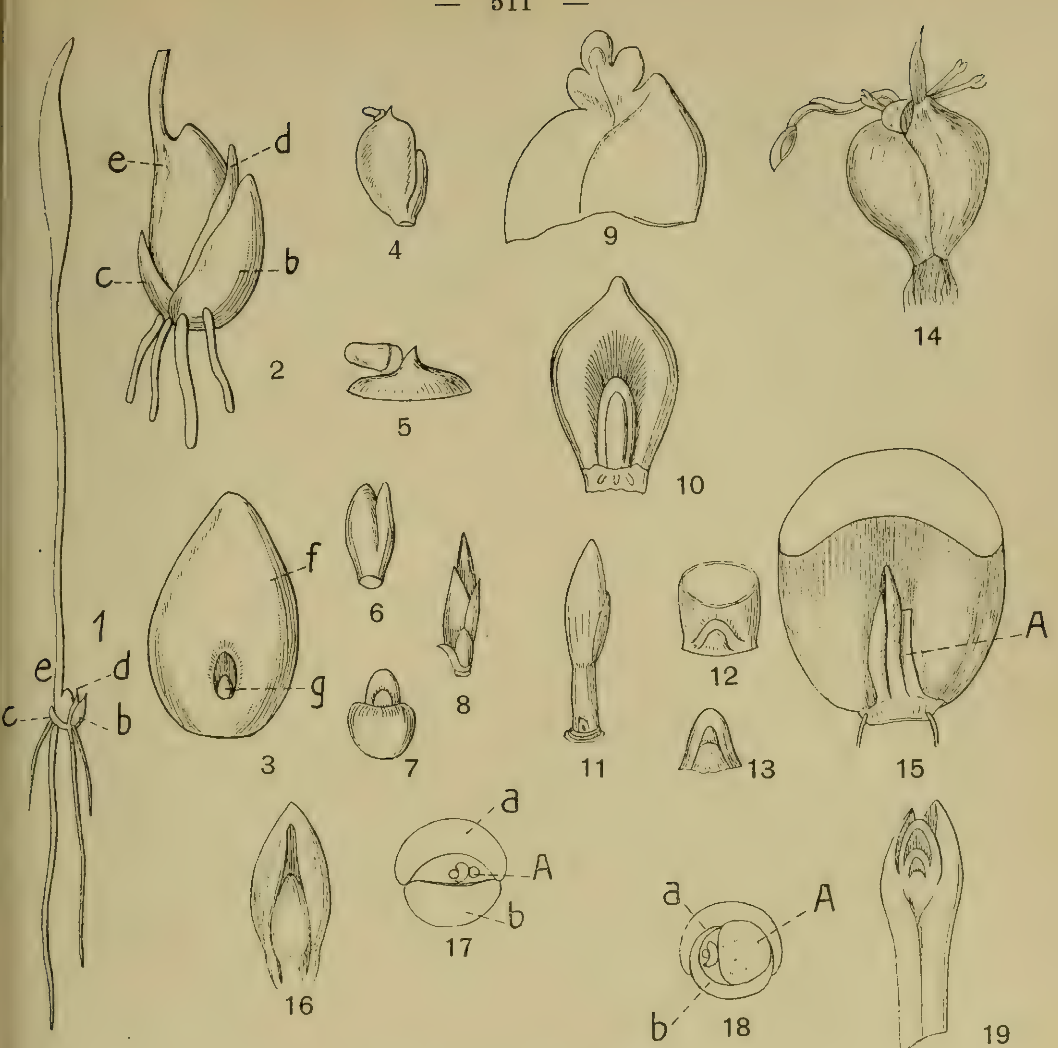


Fig. 275. *Fritillaria tenella.*

1 Zweijährige Keimpflanze zu Ende April, 1 : 1. 2 Basis derselben, b—e aufeinander folgende Blätter; 5 : 1. 3 Zwiebel einer zweijährigen Keimpflanze, aus 2 Nährblättern f und g bestehend; 10 : 1. 4 Zwiebel einer 4 jährigen Keimpflanze Mitte September; 1 : 1. 5 Adventivknospe des größeren Nährblattes von Zwiebel 4; 2 : 1. 6 und 7 Isolierte Adventivknospen; ca. 8 : 1. 8 Isolierte Adventivknospe, 2 : 1. 9 Durchschnitt durch die Spitze eines Nährblattes und die an ihr stehende Adventivknospe, ca. 4 : 1. 10 Größeres Nährblatt einer Zwiebel mit dem jungen Sproß, ca. 2 : 1. 11 Aus der Knospe von 10 entnommener Stengel des 5. Jahrganges mit Knospe an seinem Grunde, ca 5 : 1. 12 Die Knospe von 11, ca. 10 : 1. 13 Knospe im November, ca. 10 : 1. 14 Zwiebel einer 5 jährigen Pflanze Ende Juli, beide Nährblätter mit Adventivknospen; 1 : 1. 15 Dieselbe nach Entfernung des kleineren Nährblattes, A Rest des Blütenstengels vom letzten Frühling, daneben der neue Sproß; ca. 3 : 2. 16 Das fünfte innerste grundständige Blatt des Sprosses aus 15, mit seinen Rändern den nächstjährigen Blütenstengel umfassend; ca. 12 : 1. 17 Querschnitt durch die beiden Nährblätter a und b einer schwächeren Zwiebel im Juli, A Rest des letzten Stengels und daneben stehende Knospe; 2 : 1. 18 Querschnitt durch dieselben Teile im November, A nächstjähriger Blütenstengel; ca. 2 : 1. 19 Längsschnitt durch die Spitze einer gestreckten Adventivknospe. ca. 8 : 1. (Nach Irmisch.)

gebildet wird. Oberhalb der beiden Speicherblätter steht an der jungen Stammknospe noch ein dünnhäutiges Niederblatt und eine Laubblattanlage (Fig. 274, 13). In der zweiten Vegetationsperiode wird zumeist die überwinternde erste Zwiebel durch einige austreibende Adventivwurzeln im Boden befestigt; die zwei vorjährigen Speicherblätter werden allmählich ausgesogen, und aus dem scheidig bleibenden Niederblatt erhebt sich jetzt das erste grüne Laubblatt mit lanzettlicher Spreite über den Boden. Seine Scheide umschließt die Endknospe, die wiederum 2 zu fleischigen Speicherorganen sich umbildende Niederblätter und ein darauf folgendes dünnhäutiges Niederblatt einschließt (Fig. 275, 1—3). Ebenso erfolgt die Verjüngung auch im 3. und 4. Lebensjahr der jungen Pflanze (Fig. 275, 4) nur durch die Endknospe; erst in der 5. Vegetationsperiode sah Irmisch hierin einen Wechsel eintreten, indem der Gipfel der Grundachse zu einem ungefähr fingerlangen, mit mehreren Laubblättern besetzten Lichtsproß auswuchs, der an der Basis 3 Niederblätter, ein äußerstes, dünn bleibendes und 2 innere zu Speicherblättern sich heranbildende, trug; in der Achsel des innersten, kleinern Speicherblattes wurde dann eine seitliche Verjüngungsknospe angelegt (Fig. 275, 10—13) und damit der Beginn des sympodialen Wuchses eingeleitet.

Den Eintritt der Blühreife beobachtete Irmisch bei *F. tenella* erst im 6. Vegetationsjahre nach Aussaat der Samen. An dem abgeblühten Exemplar trieb die junge Zwiebel ihre Wurzeln im Spätsommer aus; ihre Grundachse trug 5 Niederblätter, von denen die 3 äußeren, dünner bleibenden aufgelöst werden, nachdem sie ihre Schutzfunktion ausgeübt haben, während die beiden innersten als dicke fleischige Speicherblätter ganz wie bei *F. meleagris* stehen bleiben. Auch die nicht genau mediane Stellung der Verjüngungsknospe in der Achsel des obersten, kleineren Speicherblattes ist hier ähnlich wie bei *F. meleagris*, indem sie mehr dem einen Seitenrande des Tragblattes genähert ist (Fig. 275, 15—18).

Die Keimung und die Erstarkungsphasen von *F. imperialis* verlaufen nach Irmisch (88, IV. S. 5—7) im allgemeinen denen von *F. tenella* ähnlich (Fig. 276). Auch hier wird im ersten Lebensjahr immer nur 1 Laubblatt gebildet, das mit seiner dünnen, sich bald auflösenden Scheide 2 fleischig werdende Speicherblätter umschließt. Erst später tritt die für die Kaiserkrone charakteristische Vermehrung in der Zahl der Zwiebelschuppen ein. Die Jugendzustände der beiden Arten gleichen sich auch hier mehr wie die Folgeformen.

Wuchsverhältnisse der erstarkten Pflanze. Der Sproßaufbau der erwachsenen blühbaren Pflanze von *F. meleagris* wurde von Irmisch (87, S. 65—68) und Raunkiär (**154**, S. 163 f.) beschrieben. Zur Blütezeit im Mai bestehen die unterirdischen Teile der Pflanze aus 2 hüllenlosen, etwa halbkugeligen, dicken, innenseits etwas ausgehöhlten Speicherblättern, die der vorjährigen, noch in vertrockneten Resten erkennbaren Achse angehören (Fig. 277, 9). Zwischen den auseinander weichenden Rändern dieser beiden alten Nährblätter tritt der diesjährige, blühbare Trieb hervor. An seinem Grunde trägt er in der Regel 5 niederblattartige Blattgebilde in ungefähr zweizeiliger Stellung (Fig. 277, 5, 9). Das unterste stellt ein schwach zweikieliges, häutiges Vorblatt dar, das sich mit seinem Rücken gegen die abgestorbene Achse des Vorjahres wendet; dann folgen noch 2 hautartige Niederblätter. Über diesen bilden die beiden obersten Blätter eine mehr oder weniger verlängerte, über die Erde tretende und ergrünende Spreite aus. Diese Blätter erzeugen an ihrer Basis nach dem Abblühen und Verwelken des zugehörigen oberen Sproßteils durch Anschwellung und Ansammlung von Reservestoffen die beiden halbkugeligen Speicherorgane, zwischen denen im folgenden Jahre von neuem ein Blüten und Blätter tragender Verjüngungssproß auftreten wird. Letzterer entsteht in der Achsel des obersten Speicherblattes als Kraftknospe, deren Stellung zum Tragblatt auch hier keine genau mediane, sondern eine seitlich verschobene ist. Oft kommen zwei gleich starke Erneuerungsknospen,

Lebensgeschichte
der
Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Von

DR. O. VON KIRCHNER
Professor der Botanik an der landw. Hochschule
Hohenheim.

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der eidgen. technischen Hochschule
Zürich.

Lieferung 19.

Band I, 3. Abteilung, Bogen 33—38: Liliaceae.

Mit 248 Einzelabbildungen in 59 Figuren.

STUTTGART 1914.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Subskriptionspreis Mk. 3.60. Einzelpreis Mk. 5.—.

je eine links und rechts unter den Seitenrändern des Tragblattes, zur Ausbildung, und die Zwiebel entwickelt dementsprechend in diesem Fall im folgenden Jahre zwei Blütensprosse (Fig. 277, 3). Irmisch läßt es unentschieden, ob diese Knospen als zwei gleichwertige Seitenknospen zu gelten haben, oder ob eine von ihnen als Achselsproß des vorletzten Schuppenblattes anzusehen und ihre Stellung auf Wachstumsverschiebung zurückzuführen ist. Das Austreiben und Ergrünen der Spreitenspitze an den speicherbildenden Grundblättern unterbleibt, wenn die Zwiebeln sehr tief in den Boden ausgelegt werden. Diese Abhängigkeit von äußeren Bedingungen ist um so interessanter, als bei andern Zwiebelpflanzen, wie *Lilium candidum* u. s. w., die Arbeitsteilung zwischen der oberen assimilierenden Laubspreite und der unteren Reservestoffe speichernden Basis zur vollkommen fixierten Einrichtung wird.

Nach dem Blühen des Sprosses verschrumpfen die Zwiebelschuppen des älteren Jahrganges, ebenso verwesen die äußeren zwei oder drei Niederblattschuppen der jungen Zwiebel. Dagegen füllt sich an dieser die fleischig werdende Basis der beiden inneren Blätter mit den im Laufe der Vegetationsperiode gebildeten Reservestoffen, wobei ihr spreitenartiger oberer Teil gleichfalls ab-

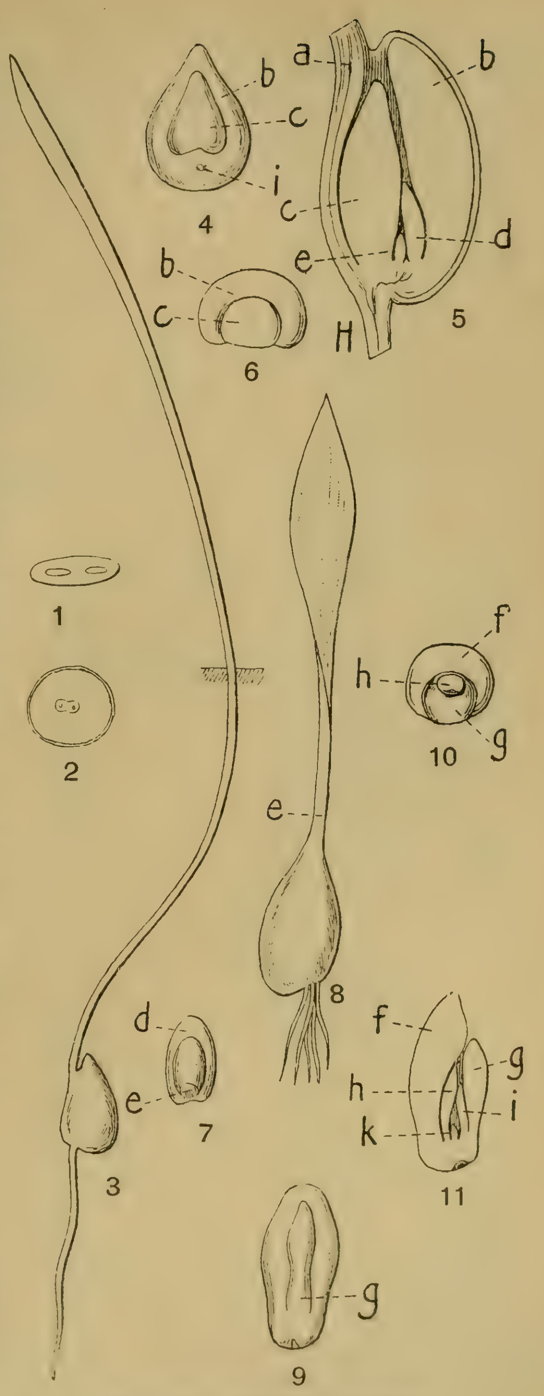


Fig. 276. *Fritillaria imperialis.*

Erklärung zu Fig. 276.

1 und 2 Querschnitte durch den oberen und unteren Teil des Keimblattes, ca. 10 : 1. 3 Keimpflanze zu Ende Mai, 1 : 1. 4 Zwiebel nach Entfernung der Keimblattscheide von der Rückseite des 2. Nährblattes gesehen, b und c die beiden ersten Blätter der Plumula, i Stelle wo die Gefäßbündel eintreten; ca. 3 : 1. 5 Längsschnitt durch die Zwiebel, a Keimblatt, b—e die folgenden Blätter, H Hauptwurzel, ca. 5 : 1. 6 Querschnitt durch den oberen Teil der beiden Nährblätter, ca. 3 : 1. 7 Blatt d und e aus 5; ca. 5 : 1. 8 Zweijährige Keimpflanze Ende Mai, e diesjähriges Laubblatt; 1 : 1. 9 Die junge Zwiebel aus 8 nach Entfernung der Laubblattscheide, g ein Niederblatt; 4 : 3. 10 Dieselbe im Querschnitt, f und g Niederblätter; 4 : 3. 11 Dieselbe im Längsschnitt, f—k aufeinander folgende Blätter. (Nach Irmisch.)

stirbt (Fig. 277, 1 u. 2). Im Herbst brechen dann aus der Basis der jungen Zwiebel zahlreiche neue Adventivwurzeln hervor, die entweder die Schuppen des älteren Jahrganges durchbohren oder an deren Seitenrändern hervortreten.

Die Periodizität der Wachstumsvorgänge von *F. meleagris* hat Rimbach (149) genauer untersucht. In den Monaten Juli und August ruht die Zwiebel

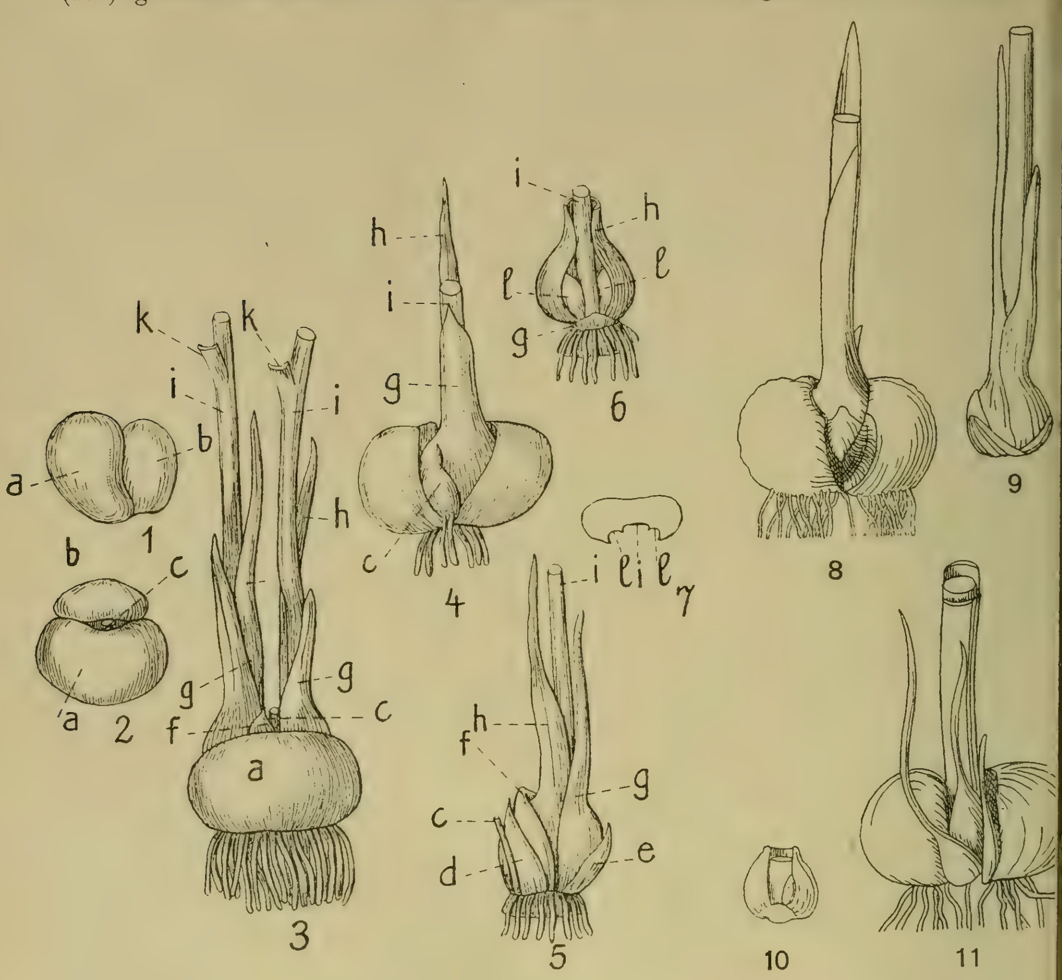


Fig. 277. *Fritillaria meleagris.*

1 Zwiebel im Ruhezustande von der Seite, 1 : 1. 2 Dieselbe von oben, 1 : 1. 3 Zwiebel zur Zeit des Verblühens von der Seite des größeren Nährblattes a; c alter Blütenstengel, i i neue Blütenstengel, k erstes Stengelblatt; 1 : 1. 4 Zwiebel von den Seitenrändern der Nährblätter gesehen; i abgeschnittener Blütenstengel. g und h Niederblätter, c Erneuerungsknospe; 1 : 1. 5 Dasselbe nach Entfernung der alten Nährblätter; 1 : 1. 6 Alle Blätter der Grundachse bis auf das oberste h entfernt, g Ansatzstelle des vorletzten Blattes; 1 : 1. 7 Querschnitt durch das Blatt h, i Vertiefung für den Blütenstengel, l l für die Knospen; 1 : 1. 8 Zwiebel und unterster Stengelteil einer blühenden Pflanze. 9 Dasselbe nach Entfernung der Nährblätter. 10 Unterster Stengelteil mit dem Scheidenteil des 5. Blattes und einer Kraftknospe. 11 Unterster Teil einer blühenden Pflanze mit 3 kleinen Vermehrungszwiebeln. 1 : 1. (1—7 nach Irmisch, 8—11 nach Raunkiär.)

wurzellos im Boden; die erste Neubewurzelung tritt im Herbst ein, wobei ca. 20 mit Haaren versehene Nährwurzeln von $^1/_2$ mm Dicke erscheinen. Auf sie folgt eine zweite Wurzelbildung im März des folgenden Jahres. Hier werden oberhalb der früheren Stelle aus dem aufrechten Zwiebelstamm ebenfalls behaarte, aber kontraktile Wurzeln von ca. 2 mm Dicke getrieben, die zuletzt durch Kontraktion am Grunde runzelig erscheinen und den alljährlich um etwa 3—5 mm

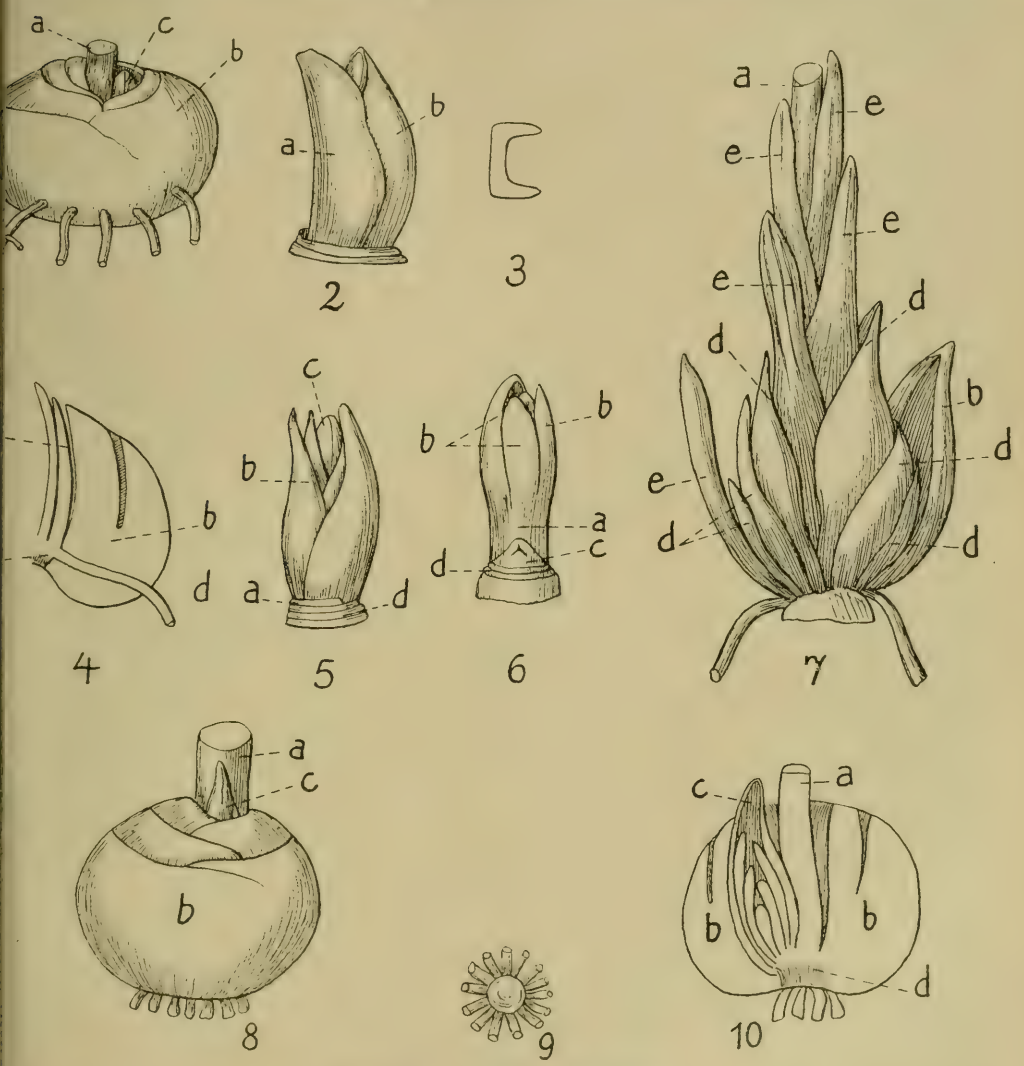


Fig. 278. *Fritillaria imperialis.*

1 Zwiebel im Herbst; a Stengel, b äußerstes Zwiebelblatt, c Knospe; ca. 1:2. 2 Knospe aus der Zwiebel; a Vorblatt, b Zweites Blatt; 1:1. 3 Querschnitt durch das Vorblatt a; 1:1. 4 Längsschnitt durch einen Teil der Zwiebel, c ein Teil der Knospe; 1:1. 5 Knospe nach Entfernung des Vorblattes a; b Blätter der Grundachse d; 1:1. 6 Alle Blätter der Grundachse entfernt; a unterer Stengelteil, b Stengelblätter; 1:1. 7 Zwiebel kurz vor der Blüte nach Entfernung der vorjährigen Schalen; 1:2. 8 Zwiebel nach der Blüte; 1:2. 9 Einfügung der Wurzeln in die Grundachse; 1:2. 10 Längsschnitt durch 8; 1:2. (Nach Irmisch.)

aufwärts wachsenden Zwiebelstamm nach abwärts ziehen. Das Absterben der beiden Wurzelsysteme, sowie auch der ganzen Pflanze erfolgt im Juni. Zu gleicher Zeit ist die alte ausgesogene Zwiebel durch eine neue ersetzt.

F. imperialis (Fig. 278) weicht im Aufbau der Zwiebel von *F. meleagris* und *F. tenella* besonders dadurch ab, daß bei ihr nicht zwei, sondern eine größere Anzahl von Niederblättern sich zu Speicherorganen ausbilden. Während der früh eintretenden Blütezeit zeigt sich die Zwiebel der Kaiserkrone außen von breiten saftigen Schalen umhüllt, die in ihrem unteren Teil mehr oder weniger zusammenhängen. Der obere Rand dieser Schuppen ist ursprünglich sehr dünnhäutig, verwest aber bald und hinterläßt eine unregelmäßige Narbe. In der Achsel des obersten Schuppenblattes steht auch hier neben dem diesjährigen Blütenstengel (Fig. 278, 7 bei a) der Sproß des nächstfolgenden Jahrganges. Seine Zwiebel besteht unterwärts aus einer Anzahl fleischiger bis dünnhäutiger Niederblätter (etwa 8), die nach der Blütezeit schnell absterben. Über ihnen folgen 4—6 Blätter mit fleischigen Basalteilen und dünnhäutigen weißen Spreitenteilen, die an den innersten Blättern eine Länge von 10—14 cm erreichen können. Später sterben aber diese Spitzen ab und die vergrößerten, miteinander verwachsenen Grundteile bilden die Schalen der neuen Zwiebel, deren Endknospe ebenfalls mehr und mehr heranwächst (Fig. 278, 8 u. 10). Im Herbst findet man im Zentrum der Zwiebel in der Regel nur noch einen kurzen Rest vom Blütenstengel des vorhergehenden Frühjahres (Fig. 278, 1). Er fault nebst einem Teil der unter ihm stehenden Grundachse leicht heraus, sodaß dann die Zwiebel von oben nach unten durchlöchert erscheint. Aus der Grundachse des jungen Zwiebelsprosses entspringen zur Herbstzeit frische Wurzelfasern, die durch die älteren Schuppenblätter hindurchwachsen. Der junge Sproß (Fig. 278, 2—6) enthält in diesem Zustand bereits alle Teile der im nächsten Frühjahr blühenden Pflanze und ist mit Blättern und Blütenknospen besetzt. In der Achsel, die das oberste Schuppenblatt mit dem jungen Blütenstengel macht, wird zur angegebenen Zeit auch bereits die Verjüngungsknospe 2. Generation sichtbar, die zum Austreiben im zweitnächsten Frühjahr bestimmt ist (Fig. 278, 6 bei c). Einschließlich des abgestorbenen Blütensprosses enthält eine solche Zwiebel somit im Herbst 3 Sproßgenerationen. Außer der gewöhnlichen Kraftknospe kann bisweilen noch eine zweite Erneuerungsknospe in der Achsel des vorletzten Schuppenblattes zur Anlage kommen. Sie wächst entweder gleichzeitig mit der Kraftknospe aus, sodaß dann auch 2 Blütensprosse an der Pflanze auftreten, oder sie beansprucht mehrere Jahre zu ihrer definitiven Ausbildung; im letzten Fall wird sie durch die allmählich eintretende Auflösung der Grundachse vom Mutterstock losgelöst.

Die bis zu 23 % Stärke enthaltende Zwiebel, die aber wegen der Giftigkeit der Pflanze erst im gekochten Zustand genießbar ist, wird stellenweise, besonders in Frankreich, im großen auf ihre Stärke verarbeitet. Für die Lebensverhältnisse der Kaiserkrone ist namentlich der schnelle Verbrauch der in den älteren Zwiebelschalen abgelagerten Reservestoffe, sowie das rasche Absterben der Schuppen charakteristisch. Weiter steht die Förderung, die der junge Blütensproß schon im Herbst zeigt, mit der sehr frühzeitigen, bisweilen schon Ende März eintretenden Blütezeit im Zusammenhang.

Außer Knospen, die für die normale Sproßerneuerung bestimmt sind, bringen die *Fritillaria*-Arten auch verschiedene Formen von Vermehrungsknospen hervor. Bei *F. imperialis* treten z. B. in älteren Lebensstadien am Rande der Grundachse sitzende Adventivknospen auf, deren Träger nicht selten sich stielartig verlängern. *F. meleagris* bildet häufig in den Achseln tiefer liegender Schuppenblätter Vermehrungsknospen (**154**, S. 164), die in der Regel erst mehrere Erstarkungsjahre durchmachen, ehe sie zu neuen Sprossen auswachsen. Brutknospen der genannten Art sah Sernander an Standorten

Schwedens bisweilen durch Überschwemmungen verbreitet (171). Gleiches berichtet A. Méhu von der Alluvialebene bei Bourdelans, in die die Pflanze durch Überschwemmungen der Saône aus dem benachbarten Jura herabgeführt wurde [1]). Sehr eigenartig ist die Knospenbildung bei *F. tenella* (88). Hier bilden sich fast regelmäßig, sowohl an noch nicht blühreifen als an blühbaren Zwiebeln, dicht unterhalb der Spitze der beiden Speicherblätter Adventivknospen, die an einer kürzeren oder auch ausläuferartig verlängerten, fleischigen und brüchigen Achse sitzen und an deren Ende einige fleischige Niederblätter tragen (Fig. 275, 4—9, 19). Durch die Ablösung dieser Knospen von ihrer brüchigen Achse kann sich die genannte Art ausgiebig vermehren und unabhängig von der Samenausstreuung verbreiten Irmisch vermutet, daß diese Form der Fortpflanzung auch bei andern Arten eine wichtige Rolle spielt, ohne jedoch nähere Erfahrungen darüber mitzuteilen. Das Auftreten blattbürtiger Adventivknospen bei der Kaiserkrone wird mehrfach erwähnt [2]).

Der über die Erde tretende Lichtsproß entwickelt sich am stärksten bei der Kaiserkrone, bei der er eine Wuchshöhe von mehr als 1 m erreichen kann. während er bei den übrigen Arten kürzer (etwa 15—50 cm lang) und schmächtiger ist. Auch die Beblätterung ist bei *F. imperialis*, deren Stengelblätter keinerlei Gesetzmäßigkeit in ihrer Anordnung erkennen lassen, am reichlichsten. Bei *F. meleagris* beschränkt sie sich meist auf 4—5 entfernt stehende, bis 15 cm lange, lineale, etwas rinnige Laubblätter an der oberen Stengelhälfte. Bei *F. tenella* rücken die Blätter oberwärts paarweise zu fast gegenständiger Stellung zusammen und treten etwa in der Zahl von 4—9 auf. Hochblätter fehlen den einheimischen Arten ganz; bei *F. imperialis* treten solche am obersten Stengelende zu einer Art von Schopf zusammen, der den hier doldigen Blütenstand überragt. Sonst entwickelt die blühbare Achse in der Regel nur eine Gipfelblüte und bisweilen noch 1—2 Seitenblüten.

Anatomisches; Schutzeinrichtungen. Im Bau der Schalen der Zwiebel schließt sich *Fritillaria* (61) am nächsten den Lilienarten mit Schuppenzwiebeln an, die anatomisch ungeschützt sind und keine mechanischen Elemente enthalten. Für die Lebensverhältnisse der Zwiebelpflanzen haben als Schutzmittel besonders solche Baueinrichtungen eine hervorragende Bedeutung. die den jungen in der Zwiebel vorbereiteten, aber erst in der folgenden Vegetationsperiode austreibenden Ersatzsproß sowohl gegen die Gefahr des Eintrocknens in der Periode der Dürre als gegen zu niedrige Temperatur zur Zeit der Winterruhe zu schützen geeignet sind. Dementsprechend werden die embryonalen Gewebe des Ersatzsprosses innerhalb der Zwiebel immer unter möglichst zahlreichen, die Wärme schlecht leitenden Decken verwahrt. In je größerer Zahl eine bestimmte Zwiebelpflanze derartige Hüllen ausbildet, und je ausgeprägter sie diese einerseits zu hautartigen, die Wärme schlecht leitenden Schutzmänteln. andrerseits zu fleischigen stoffspeichernden Nährorganen umgestaltet, um so besser wird eine solche Form gegen die klimatischen Schädigungen der Sommerdürre und der zumal in Hochsteppengebieten beträchtlichen Winterkälte geschützt sein. Unter diesem Gesichtspunkte bildet die unbehäutete Schuppenzwiebel (bulbus squamosus) der *Lilium*-Arten einen tiefer stehenden Typus, da bei ihr nur das Speicherungsgewebe der einzelnen Niederblattschuppen stark entwickelt ist. dagegen ein allgemeiner Schutzmantel fehlt und nur die stark verdickte Außenhaut in den Epidermiszellen der Speicherblätter eine zu starke Austrock-

[1]) Note sur la florule de la prairie de Bourdelans. Bull. soc. bot. de France, 1876. Sess. extraord. de Lyon. S. IX—XIV.

[2]) Vgl. F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. 10, 1876. S. 447—492.

nung verhindert. Der junge Ersatzsproß wird dabei durch seine zentrale Lage im Innern der Zwiebel zwischen den hier mehr hautartig entwickelten Niederblattschuppen geschützt. Bei den Zwiebeln der *Fritillaria*-Arten, denen manche Botaniker wie z. B. Baker einen „bulbus tunicatus" zuschreiben, tritt bereits eine etwas weiter gehende Differenzierung zwischen Hüll- und Nährschuppen ein, wie dies z. B. an dem Herbstzustand der Kaiserkronenzwiebel (Fig. 278, 1), weniger deutlich allerdings an den Zwiebeln von *F. meleagris* und verwandter Arten zu sehen ist: hier schließen 2 dickfleischige und mit Nährstoffen gefüllte Niederblattschuppen den Erneuerungssproß zwischen sich ein und fungieren auf diese Weise gleichzeitig als dessen Schutz- und Speicherorgane; zugleich wird aber auch in diesem Fall der junge Sproß durch zahlreiche hautartige und nach seinem Austreiben schnell vergängliche Hüllschuppen gegen klimatische Schädigungen ausreichend geschützt. Eine viel vollkommnere Arbeitsteilung zwischen Schutzhüllen und Speicherblättern zeichnet den Typus der echten Schalenzwiebel (bulbus tunicatus) z. B. bei *Tulipa*, *Gagea*, vielen Arten von *Allium* usw. aus. Das Charakteristische liegt hier darin, daß die aus Laubblatt- oder Niederblattbasen des älteren Jahrganges hervorgegangenen, außen liegenden Speicherblätter im Laufe der Vegetation ihre Nährstoffe an den jungen Sproß abgeben und sich dann später durch Eintrocknung zu mehr oder weniger resistenten, trocknen Schutzmänteln für die inneren fleischigen Blattbasen des nächstfolgenden Jahrganges entwickeln. Dabei ist dann weiter charakteristisch, daß der in solchen Zwiebeln angelegte Ersatzsproß noch vor dem Eintritt in die Winterruhe — also während der vorangehenden Feuchtigkeitsperiode — eine sehr starke Wachstumsförderung erfährt, sodaß er bis zum Herbst den alten Jahrgang mit seinem abgestorbenen Blütenstengel zur Seite zu drängen pflegt. Die junge Generation lebt auf diese Weise fortgesetzt im Schutze der vorausgehenden. Der Typus der Schuppenzwiebel bei den *Lilium*-Arten eignet sich vorzugsweise für Gebiete mit mildem Winterklima und feuchtem Sommer, der *Tulipa*-Typus dagegen für solche mit niedrigen Wintertemperaturen und niederschlagsarmem Sommer, wie sie sich besonders in den Steppengebieten Innerasiens zu entwickeln pflegen. Gerade hier ist auch der Reichtum an früh blühenden Zwiebelpflanzen aus den Gattungen *Tulipa*, *Gagea*, *Allium* usw. ganz besonders groß, während die Lilienarten diesen Gebieten fern bleiben und auch die *Fritillaria*-Arten Innerasiens vorwiegend auf höheren Gebirgsregionen einheimisch sind.

Wie v. Tavel (184) gezeigt hat, vermögen die Schutzhüllen gewisser, vorzugsweise kapländischer Zwiebelpflanzen durch Ausbildung von Stereïden den darunter liegenden Gewebeteilen auch mechanischen Schutz gegen radialen Druck zu gewähren, wie ein solcher sich in regenlosen, lehm- und tonreichen Steppengebieten zur Zeit der stärksten Ausdörrung des rissig zerklüfteten Bodens geltend macht. Doch deutet schon die von genanntem Autor selbst hervorgehobne Seltenheit dieser Einrichtungen bei unsern einheimischen Zwiebelpflanzen darauf hin, daß die mechanische Schutzfunktion der Zwiebelhüllen im mitteleuropäischen Vegetationsgebiet eine mehr nebensächliche Rolle spielt. Wo die mechanischen Schutzmittel, wie bei *Tulipa*- und *Gagea*-Arten, also wirklich ausgeprägt sind, schützen sie gleichzeitig auch die von ihnen umschlossnen zartwandigen Gewebeteile sowohl gegen Transpirationsverlust wie gegen zu starke Abkühlung und stellen sich in dieser Beziehung den bekannten anatomischen Schutzeinrichtungen einerseits der Hartlaubgewächse, andrerseits der winterharten Nadelholzblätter an die Seite. Gleichzeitig bildet die mechanische Festigkeit der äußeren Zwiebelhüllen ein Schutzmittel gegen die Angriffe von Tieren, die den reichlichen Stärkevorräten der Speicherorgane nachstellen. Mit derartigen Angriffen hängt wahrscheinlich das Auftreten von Giftstoffen zusammen, die in den Zwiebeln von *Fritillaria imperialis* und *F. meleagris* in Form des Alkaloids Imperialin nachgewiesen

wurde. Dasselbe scheint jedoch leicht zerstört zu werden, da die Zwiebeln im gekochten Zustand eßbar sind[1]).

Der Bau des gestauchten unterirdischen Achsenteils von *F. imperialis* wird nach den Untersuchungen Falkenbergs (55) dadurch verwickelt, daß sich hier das Skelett der Adventivwurzeln zwischen das der Blattspurstränge einschiebt und außerdem zahlreiche Anastomosen zwischen den Strängen auftreten. Doch soll nach genanntem Forscher im allgemeinen der Strangverlauf in den Zwiebeln dem Palmentypus entsprechen, während in dem gestreckten, über die Erde tretenden Sproßabschnitt die unteren Enden der Bündel geradlinig verlaufen und sich nicht nach außen biegen (Fig. 279). Histologisch setzt sich das Gefäßbündel von *F. imperialis* nach Falkenberg aus einem zartwandigen, nach außen gelegnen Bastteil und einem inneren Holzteil zusammen; in der Zwiebel ist dagegen der Strang konzentrisch gebaut. Im blütentragenden oberirdischen Achsenteil zeigt die Epidermis Außenwände mit mächtig verdickten Celluloseschichten, darauf folgend ein chlorophyllführendes Rindenparenchym (Fuchsig, a. a. O.) und innerhalb dieses einen aus parenchymatischen und wenig verdickten, aber verholzten Zellen bestehenden mechanischen Ring (Fig. 280), der seinerseits die in mehreren Reihen angeordneten Gefäßbündel in sich enthält (168, S. 366; **154**, S. 191). Entwicklungsgeschichtlich geht das mechanische Gewebe aus einer im Grundgewebe angelegten Meristemzone hervor und ist also in seiner Entstehung von dem Meristem der Einzelstränge unabhängig[2]).

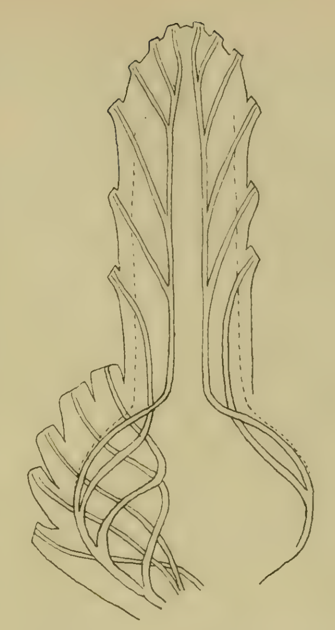


Fig. 279. *Fritillaria imperialis.* Schema des Strangverlaufes, zugleich als Schema für alle Zwiebelpflanzen mit beblättertem oberirdischen Stengel. Die Zwiebel zeigt den Verlauf des Palmentypus; im oberirdischen Teil der Pflanze biegen die unteren Enden der Blattspurstränge nicht nach auswärts. (Nach Falkenberg.)

Für die Wurzeln von *F. meleagris* gibt Raunkiär (**154**) einen 4strahligen Zentralstrang an, der von schwach lakunösem Rindenparenchym umgeben wird, und (nach Fuchsig) wie bei allen Arten der Gattung keine Endodermis besitzt.

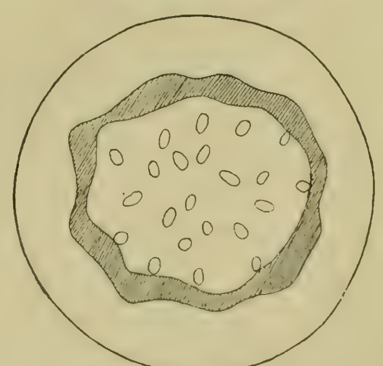


Fig. 280. *Fritillaria meleagris.* Schematischer Querschnitt des Stengels zur Erläuterung der Lagerung der Gefäßbündel; mechanischer Ring schraffiert. (Nach Fuchsig.)

Die Blätter sind (**154**, Fuchsig) isolateral gebaut. Die Epidermis wird von einer feinkörnigen Wachsschicht überzogen, die eine Benetzung mit Wasser verhindert; die Spaltöffnungen liegen ziemlich in gleichem Niveau mit den übrigen Oberhautzellen und sind auf beiden Blattseiten in ungefähr gleicher Anzahl vor-

[1]) C. Wehmer, Die Pflanzenstoffe. Phanerogamen. 1911. S. 97.

[2]) Nach G. Haberlandt, Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. 1879.

handen. Das ganze Blattparenchym besteht aus chlorophyllhaltigen, parallel zur Blattoberfläche gestreckten Zellen mit luftführenden Interzellularräumen, wobei nur die Zellen in der Mitte des Blattes weniger Chlorophyllkörner enthalten; so stellt das Gewebe den ersten Haberlandt'schen Typus des Assimilationsgewebes dar, bei dem dieses zugleich als Ableitungsgewebe fungiert. Ungefähr in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite wird das Grundgewebe von den in einer Reihe angeordneten Gefäßbündeln durchzogen, in deren Gefäßen (nach 168) die spiralige Verdickungsform vorherrscht; bei *F. imperialis* sind die Gefäßbündel gleich dick, bei *F. meleagris* und *F. tenella* wechseln größere und kleinere miteinander ab (Fuchsig, a. a. O.).

Die Wachsbekleidung der Blätter und Achsenteile verringert nicht nur den Wasserverlust bei Transpiration, sondern verhindert auch das Aufkriechen unliebsamer Gäste zu den reichlich absondernden Blütennektarien (95); Delpino[1]) konnte an *F. imperialis* direkt beobachten, wie es den am Blütenstengel emporkletternden Ameisen wegen der Glätte der Oberfläche trotz aller Anstrengung nicht gelang, bis zu den Nektarquellen vorzudringen.

Blütenverhältnisse. Vor dem Aufblühen werden die aufwärts gerichteten Blütenknospen unter Krümmung ihres Stieles nach abwärts gerichtet und blühen dann in dieser Lage auf. Schneidet man (bei *F. imperialis* und *F. meleagris*) den Stiel in seinem gekrümmten Stadium dicht unter der Blüte durch, so streckt er sich am Licht nahezu völlig wieder gerade; werden die Stengel mit gebogenen Stielen am Klinostaten in Drehung versetzt, so wird die Krümmung aufgehoben. Nach diesen von Vöchting (193) ausgeführten Versuchen werden die in Rede stehenden Bewegungen der Blütenstiele sowohl durch positiven Geotropismus wie durch Rektipetalität hervorgerufen. Heineck[2]) fand, daß sich an wagerecht fixierten Blüten von *F. imperialis* der Griffel an seinem vorderen Ende aufwärts krümmte.

F. imperialis bringt am Ende des Stengels einen doldigen Blütenstand von meistens 5—6 sehr großen, glockigen, auf kurzen gekrümmten Stielen nach unten gerichteten Blüten hervor (Fig. 281), die einen unangenehmen Geruch von sich geben und regelmäßig nach der 6-Zahl gebaut sind; die untereinander gleichen Perianthblätter werden bis 50 mm lang, sind von einer schmutzig gelbroten Farbe mit scharlachroten Nerven, von länglich-verkehrt-lanzettlicher Form, an ihrem Grunde mit je einer nach außen buckelig hervorragenden rundlichen Nektargrube von 5—6 mm Durchmesser versehen, die sich inwendig durch weiße Farbe von dem schwärzlichen Grunde der Perianthblätter lebhaft abhebt (Fig. 283); der 15—16 mm hohe Fruchtknoten trägt einen ca. 40 mm langen Griffel, der an seiner Spitze in eine kurz 3spaltige Narbe übergeht; er wird dicht von den 6 Staubblättern umgeben, deren 35—45 mm lange Filamente die länglichen, im geschlossnen Zustand etwa 20 mm langen gelblichweißen Antheren tragen. Bei *F. meleagris* stehen die Blüten einzeln, selten nur 2 oder 3 am Ende des Stengels, sind von weitglockiger Gestalt und wenden ihre Öffnung nach unten (Fig. 282); ihre länglichen, bis 35 mm langen Perianthblätter sind rotbraun mit regelmäßig schachbrettartig gestellten viereckigen weißen Flecken, selten ganz weiß und tragen an ihrem Grunde eine linealisch verlängerte Nektargrube von inwendig grünlicher Farbe; die hellgrünen Filamente sind etwa 20, die geschlossenen goldgelben Antheren über 10 mm lang, der an der Spitze in 3 deutliche Narben gespaltne Griffel überragt die geöffneten Antheren um ungefähr 6 mm. Die ähnliche *F. tubiformis* hat etwas größere Blüten mit bräunlich-purpurnen, heller gefleckten, selten weißlich oder

---

[1]) Note ed osservazioni botaniche. Decuria seconda. 1890. S. 19.

[2]) Experimentelle Beiträge zur pflanzenpsychologischen Hypothese. Zeitschr. f. d. Ausbau der Entwicklungslehre. Bd. 2, 1908. Heft 8 u. 9.

gelblich gefärbten Perianthblättern, kürzeren Antheren und nur ganz an der Spitze etwas 3spaltigem Griffel. Die Blüten von *F. tenella* sind bedeutend kleiner, engglockig, ihre länglich-elliptischen Perianthblätter höchstens 25—30 mm



Fig. 281. *Fritillaria imperialis.*
Habitusbild einer blühenden Pflanze. 3 : 8. (Orig. Photogr. Dr. W. Lang.)

lang, am Grunde mit einer kleinen eiförmigen, außen schwach sackartig hervortretenden Nektargrube versehen, an der Außenseite trüb-purpurn oder gelblichgrün und purpurn überlaufen oder würfelfleckig, auf der Innenseite gelblich und purpurn gefleckt; der Griffel ist ungefähr bis zur Mitte 3spaltig, und seine Narbenäste spreizen sich auseinander. *F. neglecta* hat weitglockige Blüten, deren eiförmige Perianthblätter wenig über ihrem Grunde eine längliche, nach außen hervortretende Nektargrube tragen, braunrot und grünlich gefärbt und bei der häufigeren Form *illyrica* Beck würfelfleckig sind, bei fa. *eu-neglecta* Aschers u. Gr. aber keine Flecke haben; die spreizenden Narbenäste sind etwa halb so lang als der Griffel.



Fig. 282. *Fritillaria meleagris.*
Habitusbild einer blühenden Pflanze. 1 : 2.
(Orig. Photogr. Dr. W. Lang.)

Die Perianthblätter von *F. meleagris* besitzen (121, S. 57 f.) eine Epidermis mit tiefbuchtigen Wandungen; besonders an der Blattunterseite treten auch Spaltöffnungen auf. Die Epidermiszellen enthalten zum Teil karminroten Zellsaft und veranlassen so das scheckig gefleckte Aussehen der Blütenhülle. Die Nektargrube (Fig. 284) beginnt etwa 10 mm über der kallös verdickten Basis der Perianthblätter und stellt eine längliche, 11 mm lange Furche von grünlicher Farbe dar, die mit glänzendem Nektar gefüllt ist; sie enthält typisches Nektariumgewebe. Auch bei *F. imperialis* sind die Epidermiszellen der Blütenblätter[1]) welligwandig, nur über den zahlreichen Gefäßbündeln schmal und langgestreckt; Spaltöffnungen finden sich nur an der Unterseite. Alle Epidermiszellen enthalten (121) kleine runde gelbe Chromoplasten und daneben karminroten Zellsaft; durch ihr Zusammenwirken wird die gelbrote Mischfarbe der Perianthblätter hervorgebracht. Das in der Blattmitte bis zu etwa 6 Zellschichten entwickelte Grundgewebe besitzt zahlreiche lufthaltige Interzellularen und wird in jedem Blatt von etwa 20 sich verästelnden Gefäßbündelzweigen durchzogen. Die innen an der Basis liegende Nektargrube wird von einem farblosen typischen Sekretionsgewebe aus-

[1]) Nach Koschewnikow, Botan. Jahresber. 1885, Abt. I. S. 814.

gekleidet, darunter liegt eine Speicherschicht mit reichlichen Stärkekörnern und mit etwa 8 Gefäßbündeln an ihrer Grenze; unter der stärkeführenden Schicht befindet sich grünes Assimilationsgewebe mit nur 3 Gefäßbündeln. Die Glukosereaktion ist in der Nektariumschicht reichlich, im grünen Gewebe dagegen spärlich.

Der in den Blüten der Kaiserkrone abgesonderte Nektar ist so reichlich, daß er beim Schütteln der Pflanze in Tropfen aus ihnen herausfällt, er enthält aber, wie G. Bonnier (**11**) und A. Planta[1]) übereinstimmend fanden, auffallend viel Wasser, nämlich 93—95 %, und nur 2—2,5 % Zucker[2]); deshalb will Bonnier sogar in dem Sekret nur eine Wasserausscheidung ohne ökologischen Nutzen für besuchende Insekten sehen. Erlenmeyer[3]) fand den Stickstoffgehalt des Sekretes verhältnismäßig hoch, Kölreuter (**105**) bezeichnete seinen Geschmack als ekelerregend. An den großen Nektarien der Kaiserkrone lassen sich manche von den näheren Bedingungen für die Nektarausscheidung leicht erkennen: wird das Sekret in der Grube vorsichtig beseitigt, so ersetzt es sich in feuchter Luft schnell wieder, langsamer in trockener Atmosphäre; wäscht man die Nektargrube wiederholt mit Wasser aus und trocknet sie dann ab, so unterbleibt auch unter sonst günstigen Umständen jede weitere Ausscheidung und kann nur dadurch wiederhergestellt werden, daß auf die Grube ein Stückchen durchfeuchteter Zucker oder ein Siruptröpfchen gebracht und dadurch die normale Osmose wieder in Gang gesetzt wird[4]). Bei der Mehrzahl der *Fritillaria*-Arten liegt der Nektar ziemlich offen und ist auch kurzrüsseligen, in die Blüten einkriechenden Insekten bequem zugänglich.

Die Pollenkörner beschreibt H. v. Mohl (**139**) als ellipsoidisch und mit einer Längsfalte versehen; sie unterscheiden sich nach ihm von den im übrigen ähnlichen Pollenkörnern der *Lilium*-Arten durch eine mehr körnige Skulptur der Außenhaut. Indessen gilt dieser Unterschied nur für *F. imperialis,* da nicht nur *F. meleagris,* wie Fischer (**45**) angibt, sondern auch *F. tenella* und *F. neglecta* auf ihrer Exine eine deutlich netzförmige Skulptur mit kreisrunden Maschen zeigen. Der Pollen wird reichlich von gelben Öltropfen begleitet (126, S. 3) und ist gegen die Nässe empfindlich (**112**, S. 272). Die Narbenpapillen sind (bei *F. meleagris*) auffallend groß, zylindrisch oder schwach keulig und durch 1 bis 2 Querwände gegliedert, sie sind schon vor dem Ausstäuben der Antheren vollkommen entwickelt (**112**, S. 227).

Die Blütezeit tritt bei den *Fritillaria*-Arten — abgesehen von lokalen oder schwankenden meteorologischen Einflüssen — um so früher ein, je weiter im Zusammenhang mit andern Lebensbedingungen der junge blühbare Erneuerungssproß während der vorausgegangenen Vegetationsperiode normaler Weise im Wachstum gefördert wurde. Dies ist bei *F. imperialis* in deutlich stärkerem Grade der Fall als bei *F. meleagris* und den mit ihr verwandten, mitteleuropäischen Arten. Die Kaiserkrone öffnet ihre Blüten bereits Ende März oder Anfang April; die südliche *F. messanensis* Raf. wurde bei Messina sogar schon im Januar blühend beobachtet[5]). Dagegen kann sich bei Formen der höheren Gebirgsregionen, wie *F. tubiformis*, das Blühen bis in den August verzögern. *F. meleagris* und *F. tenella* pflegen vom April bis Mai zu blühen. Die Dauer der Einzelblüte bestimmte Kerner (**95**) zu 5 Tagen.

Die Bestäubungseinrichtung der Kaiserkrone (Fig. 283) wurde bereits von Sprengel (**174**) beschrieben. Er hebt die hängende Lage ihrer Blumenglocken

[1]) Nach Botan. Jahresber. 1886, Abt. I. S. 245.

[2]) Im allgemeinen enthält der Nektar durchschnittlich ca. 25 % Zucker.

[3]) W. P. Wilson in Mitt. d. Botan. Inst. Tübingen. Bd. 1, 1880. S. 1—23.

[4]) Nach Botan. Jahresber. 1883. Abt. II. S. 352.

[5]) M. Franke nach Botan. Jahresber. Bd. 11, 1883. Abt. II. S. 352.

und den hierdurch bedingten Schutz des Pollens und Nektars gegen Regen hervor, hat aber die Protogynie der Blüten nicht beachtet und auch mit seiner Ansicht, daß keine Autogamie stattfinde, sich getäuscht. Von den 6 Staubblättern haben die 3 inneren etwas kürzere Filamente, sodaß ihre Antheren von denen der äußeren Staubblätter um 3—5 mm überragt werden. Beim Beginn des Blühens sind alle Antheren noch geschlossen, am Griffel sind die 3 Narbenäste etwas auseinandergebogen, haben ihre Narbenflächen bereits entwickelt und ragen seitlich ein wenig zwischen oder über den Antheren hervor; in diesem Zustand können besuchende Insekten nur Fremdbestäubung bewirken. Es öffnen sich nun zunächst die Antheren der 3 kürzeren Staubblätter, indem sie außen der Länge nach aufspringen, sich an ihrer Außenseite mit weißlichem Pollen bedecken und sich zugleich auf etwa die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge verkürzen; da sie oberhalb der Narben stehen, diese sich aber nicht in der Richtung ihres Pollenfalles befinden, so tritt jetzt noch keine spontane Selbstbestäubung ein. Einen Tag später springen auch die Antheren der 3 längeren Staubblätter in derselben Weise auf, und da sie den Narben entweder anliegen oder sich in ihrer unmittelbaren Nähe befinden, so kann sowohl infolge von Insektenbesuch, wie auch spontan Autogamie leicht eintreten. Blüten mit mehr oder weniger verkümmertem Pistill und also männlicher Funktion sind wohl zuerst von Borbas[1]) beschrieben worden; nach Kerner bilden sich solche männliche Blüten an sämtlichen Stöcken, und zwar als die zuletzt aufblühenden aus und enthalten häufig gar kein Gynäceum. Kirchner fand im Hohenheimer botanischen Garten auch einen Stock, der nur männliche Blüten mit verkümmerter Blütenhülle trug; das Perigon bestand aus weißen, an der Spitze rötlichbraun gefärbten Blättern von 13 mm Länge und 4 mm Breite, die Staubblätter hatten 13—18 mm lange Filamente und Antheren von normaler Ausbildung und Größe, doch waren öfter einige Staubblätter klein und verkümmert; das Pistill war ganz rudimentär, sein Fruchtknoten kaum mehr kenntlich, der Griffel welk und nur 8 mm lang. Diese meist andromonöcisch, selten androdiöcisch verteilten, männlichen Blüten können natürlich nur der Fremdbestäubung dienen und erhöhen die Wahrscheinlichkeit des Eintretens einer solchen. Die Blumen erhalten reichlichen Besuch von Insekten, besonders von

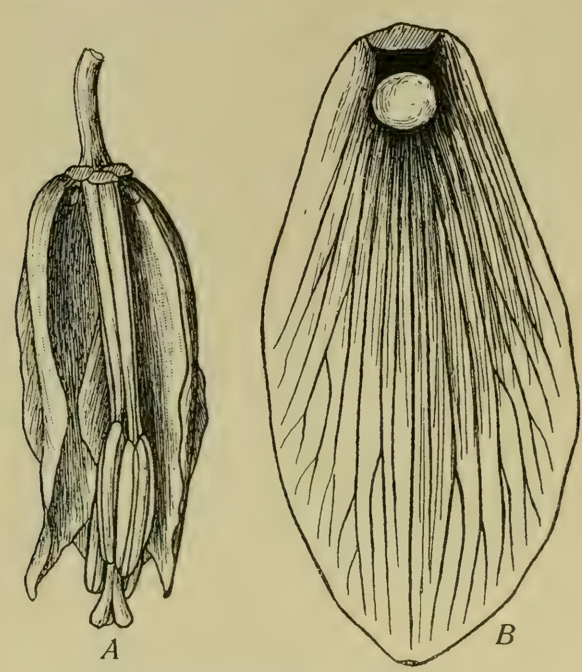


Fig. 283. *Fritillaria imperialis.*
A Junge Blüte im weiblichem Stadium nach Wegnahme von 3 Perianthblättern; 1 : 1. B Perianthblatt mit Nektarium von der Innenseite; 2 : 1.
(Orig. H. Astheimer.)

[1]) V. Borbas, Teratologisches. Österr. Botan. Zeitschr. Bd. 35, 1885. S. 12—14.

Hummeln und Honigbienen; Loew hat außer Hummeln (*Bombus hortorum*) noch *Anthophora*-Arten und eine kleinere, pollensammelnde Erdbiene (*Anthrena*) an den Blüten beobachtet. Die Hummeln sah Kerner nie an das Perigon, sondern immer an die aus der Blüte vorstehenden Antheren oder Narben anfliegen; im ersten Blütenstadium belegen sie die Narben, welche zwar oft zwischen den noch geschlossenen Antheren liegen, aber von den Insekten durch Auseinanderdrängen derselben berührt werden, mit Pollen älterer Blüten, wenn sie solche vorher besucht haben; später, wenn in den Blüten in der Regel bereits Allogamie oder Autogamie stattgefunden hat, holen sie aus den Blüten in der Hauptsache nur noch Pollen zur Belegung der Narben junger Blüten. Das Anfliegen eines kleinen Singvogels (*Sylvia atricapilla* L.?) am Blütenstengel und die Ausbeutung des Blütennektars durch ihn hat R. Wehrhahn [1]) beobachtet; eine derartige Nektarplünderung ist bei der Lage der Nektarien allerdings leicht möglich, doch genügt eine solche Beobachtung nicht, um die Blüte als ornithophil zu erweisen, vielmehr schließt sie sich den schon von Darwin erwähnten Vorkommnissen an, in denen einige einheimischen Singvögel, wie besonders Dompfaffen, als Honigräuber an Blumen gesehen wurden (**174**, **73**, **95**, Kerner Manuskr., **117**, K.)

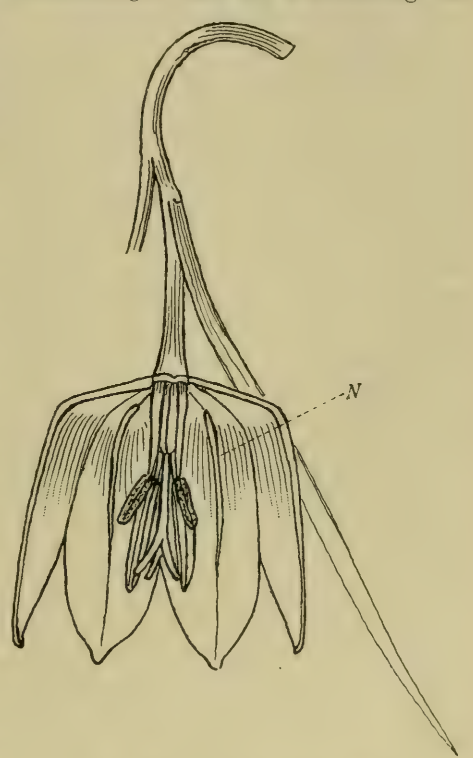


Fig. 284. *Fritillaria meleagris.* Blüte während der Anthese nach Wegnahme der Hälfte des Perigones; Antheren der 3 äußeren Staubblätter aufgesprungen, die der 3 inneren noch geschlossen, N Nektarium. 1 : 1. (Orig. K.)

Die Bestäubungseinrichtung von *F. meleagris* (Fig. 284) weicht nach den Beobachtungen von Knuth an wild wachsenden und denen von Loew und Kirchner an kultivierten Pflanzen in manchen Punkten von der von *F. imperialis* ab. In den schmalen, etwa 11 mm langen Furchen am Grunde der Perigonblätter wird der Nektar in viel spärlicherer Menge abgesondert. Die Blüten sind auch bei dieser Art deutlich protogynisch und daher wenigstens im Anfang des Blühens sicher auf Fremdbestäubung angewiesen. Auch das von Knuth in zahlreichen Fällen beobachtete Benehmen der Besucher (*Bombus terrestris*) läßt darüber keinen Zweifel. Die Hummeln fliegen an der Außenseite eines Perigonblattes an, kriechen am unteren Blattrande herum und klettern dann an der Innenseite der Blumenglocke in die Höhe, bis sie den Nektar bequem erreichen können. Dabei streifen sie mit dem Rücken in jüngeren Blüten einen der bereits empfängnisfähigen Narbenäste und belegen die Narbe mit dem von andern Blüten mitgebrachten Pollen, vollziehen also bei der Einblütigkeit der Pflanze Kreuzung verschiedener Individuen; auch in älteren Blüten kann bei ihrem Besuch Xenogamie stattfinden, da die Narben ein wenig über die Antheren vorragen und beim Einfahren der Tiere leicht von diesen gestreift werden. In andern Fällen nahmen die

[1]) Über Vogelbefruchtung bei Fritillaria. Aus der Natur. 1906. S. 742.

Hummeln den Pollen nicht am Rücken, sondern auf der Bauchseite auf, wobei sie an den Staubblättern und dem Griffel in die Höhe kletterten und dann die Nektarquelle verfehlten. Die Ausmessungen der etwa 30—37 mm langen und 20—30 mm breiten, aber durch die Säule der Bestäubungsorgane stark verengten Perigonglocken sind derartig, daß eine weibliche Hummel zwar darin Platz findet, sich aber nicht umzudrehen vermag. Selbstbestäubung durch Pollenfall ist nach Knuth ausgeschlossen, da die papillösen Narbenflächen nur an der Innenseite der Griffeläste liegen, wohl aber sah dieser Beobachter Autogamie dadurch eintreten, daß sich bisweilen eines der 6 Staubblätter verlängert zeigte und seine Anthere später öffnete, die dann ihren Pollen unmittelbar an die benachbarte Narbe abgeben konnte. Auffallenderweise fand Kerner die Blüten (jedenfalls an kultivierten Exemplaren) protandrisch, am Beginn des Blühens alle Antheren geöffnet und mit Pollen bedeckt, dem Griffel anliegend, während die Narbenäste noch geschlossen waren; am Ende der Anthese sah er die Perigonblätter schrumpfen und dabei ihre Längsränder einander bis zur Berührung nähern; in etwas schräg stehenden Blüten sammelt sich in dem unterhalb der Narben liegenden Perigonblatt eine Menge herabgefallenen Pollens an und dieses Blatt umfaßt beim Welken und Schrumpfen die Narben und drückt den Pollen so an sie an, daß jetzt noch spontane Autogamie erfolgt. Der goldgelbe Pollen liegt gut geschützt in der Blütenglocke und ist gegen Nässe empfindlich (**114**). Als Abweichung beobachtete Knuth einzelne Blüten mit verwachsenen Perigonblättern, deren Mündung so eng war, daß sie den Hummeln das Einfahren unmöglich machte, in diesem Fall scheint Selbstbestäubung die Regel zu sein. Außer Hummeln wurden auch Honigbienen als Besucher beobachtet. (**102**, **119**, Kerner Manuskr., K.)

Bei *F. tenella* fand Loew (**102**, III, S. 125) an kultivierten Exemplaren die Blüteneinrichtung ungefähr mit der von *F. meleagris* übereinstimmend. Das Perigon ist ca. 27—29 mm lang und an der Mündung etwa 9 mm weit, seine Grundfärbung erscheint trübpurpurn mit dunkleren Adern und hellen Schachbrettflecken; das Nektarium bildet eine auffallend flache, fast rundliche Aushöhlung. Die drei spreizenden Griffeläste waren etwa 7, der übrige Griffel etwa 2 mm lang, die Staubblätter ragten mit ihren Antheren über die Narben hinaus. Über die Blüteneinrichtung der andern Arten des Gebietes ist nicht Näheres bekannt.

Die Kernteilungen im Embryosack von *Fritillaria*, die Entwicklung der Pollenzellen und der männlichen Sexualkerne, endlich der Befruchtungsvorgang selbst sind von Strasburger, Guignard, Belajeff, Nawaschin u. a. zum Gegenstand eingehender cytologischer Untersuchungen gemacht worden, durch die auch der Eintritt der sogenannten doppelten Befruchtung, wie bei andern *Liliaceen*, erwiesen wurde.

Beim Abblühen wird das Perigon in ähnlicher Weise wie das von *Lilium* vom Blütenboden abgegliedert, die während des Blühens nach abwärts gekrümmten Blütenstiele führen eine entgegengesetzte, karpotropische Bewegung aus[1]) und richten die reifende Frucht wieder senkrecht nach oben (Fig. 285, 286). Über die anatomischen Veränderungen, denen das Perikarp während des Reifens unterliegt und die schließlich den Öffnungsvorgang hervorrufen, fehlen noch eingehendere Untersuchungen. Trécul[2]) hebt als charakteristisch die zahlreichen Gefäßbündel hervor, die sich an jede Seite des medianen Karpellstranges ansetzen und gegen die Plazenten hin verlaufen; sie treten an den Klappen der reifen Frucht als netzförmige Fasern hervor.

---

[1]) A. Hansgirg, Phytodynamische Untersuchungen. 1889. S. 109.

[2]) De la théorie carpellaire d'après des Liliacées et des Mélanthacées. Comptes rendus de l'Acad. Paris. Bd. 79. 1874. S. 1100.

Die Frucht (Fig. 286) ist eine dreifächerige Kapsel, die sich fachspaltig mit 3 Klappen öffnet und die zahlreichen, flach zusammengedrückten oder schwach geflügelten Samen entläßt; auffallend groß (bis 4 cm lang) und scharf sechskantig ist sie bei der Kaiserkrone, verkehrt-eiförmig und 2—3 cm lang bei *F. tenella* und *F. tubiformis,* keulenförmig und 2,5—3,5 cm lang bei *F. neglecta,* länglich mit stumpfen Kanten und 1, 2—2 cm lang bei *F. meleagris.* — Fruchtungsvermögen (Parthenokarpie) wurde von Gärtner (51, S. 562) bei *F. imperialis* beobachtet.

Die Samen enthalten in ihrem Nährgewebe einen sehr kleinen Keimling und werden mit Hilfe des Windes ausgesät, der die ausgetrockneten und aufgesprungenen Kapseln schüttelt und dadurch die Samen zum Ausfallen bringt; wahrscheinlich kann auch autochore

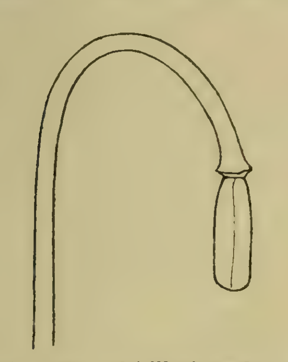


Fig. 285. *Fritillaria meleagris.* Abgeblühte Blüte. 1:1. (Orig. K.)

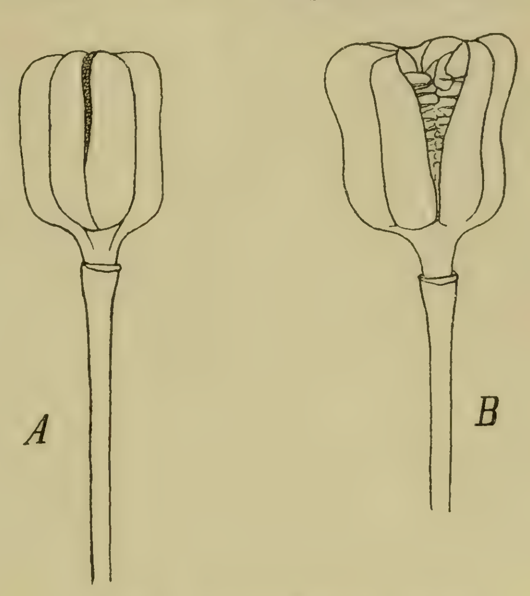


Fig. 286. *Fritillaria meleagris.* Kapsel. A beim Beginn des Aufspringens, B im geöffneten Zustand; 1:1. (Orig. K.)

Aussäung beim Niedersinken der trockenen Fruchtstengel im Herbst erfolgen. Da die Samen von *F. meleagris* Lufträume enthalten (179, S. 257), wäre bei ihnen auch die Möglichkeit von Hydrochorie in Betracht zu ziehen.

16. Gattung. **Tulipa L. Tulpe.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

Die Tulpen besitzen im Gegensatz zu *Lilium* und *Fritillaria* eine Schalenzwiebel mit mechanisch widerstandsfähiger Schutzhülle, die außerdem bei manchen Arten innenseits mit Haaren ausgekleidet wird. Aus der den Zwiebelsproß abschließenden Stammknospe entwickelt sich ein meist unverzweigter Lichtsproß mit wenigen, am Grunde kurzscheidigen Laubblättern. Die Laubachse wird durch eine große, vor dem Aufblühen schräg nach abwärts geneigte, später aber aufgerichtete Gipfelblüte abgeschlossen. Ihre 6 völlig getrennten, charakteristisch geaderten Perigonblätter zeichnen sich durch leuchtende, meist gelbe, rote oder auch bunte Farben aus und neigen mehr oder weniger glockenförmig zusammen; bei Sonnenschein pflegen sie sich zu einem flacheren Blütenstern auszubreiten, der sich in der Nacht oder bei trübem Wetter wieder schließt. Das bei *Lilium* und *Fritillaria* am

Grunde der Perigonblätter ausgebildete Nektarium fehlt, doch enthalten die Blütenblätter ziemlich reichlich Glukose und sind außerdem an der Basis bisweilen mit einem dunkel gefärbten Saft- oder Pollenmal ausgestattet. Die 6 nach der Spitze zu stark verschmälerten steifen Filamente tragen bewegliche, nach innen sich öffnende, oft dunkel gefärbte Beutel, die reichlichen goldgelben Blütenstaub entlassen. In der Mitte der Blüte erhebt sich ein kräftiger 3kantiger Fruchtknoten, der von einer sitzenden großen Narbe mit 3 bogenförmig nach außen gekrümmten Lappen gekrönt wird.

Die europäischen Arten der Gattung scheiden sich ihrer pflanzengeographischen Herkunft nach in 2 große Abteilungen. Die erste, zu der von den mitteleuropäischen Spezies außer der bekannten, in Deutschland verbreiteten *T. silvestris* L. noch *T. australis* Link (ferner *T. Grisebachiana* Pant. und *T. gallica* Lois.) gehört, umfaßt solche Arten, die schon in vorhistorischer Zeit unabhängig vom Einfluß der menschlichen Kultur als ursprüngliche Bestandteile der Pflanzenwelt aufgetreten sind und wenigstens in gewissen Gebieten Europas spontan vorkommen (Paläotypische Formen). Als zweite Abteilung steht ihnen eine Reihe von Kulturflüchtlingen (Anthropochorische) gegenüber, die erst in historischer Zeit an ihre jetzigen, meist sehr sporadischen Standorte infolge ehemaliger Gartenkultur gelangt sind (Neotypische Formen) [1]; sie zerfallen in Alttulpen, die schon im 17. Jahrhundert aus dem Orient als Gartenzierpflanzen herübergebracht wurden, sich dann durch teilweise Verwilderung im 18. Jahrhundert einbürgerten und mit gut umschriebnen, heute noch im Orient spontan vorkommenden Arten übereinstimmen, und in Neutulpen, die erst zu Ende des 18. oder am Anfang des 19. Jahrhunderts aufgetaucht sind und sich mit orientalischen oder sonst wild vorkommenden Arten durchaus nicht identifizieren lassen. Zu den Alttulpen (Palaeotulipae) gehört von den mitteleuropäischen Arten z. B. die prächtige *T. oculus solis* St. M. Sie wächst bei Aleppo sowie in Kleinasien wild und wurde schon zu den Zeiten vor Clusius in holländischen Gärten kultiviert; als verwilderte Pflanze wurde sie von St. Amans in Südfrankreich, an mehreren Stellen der Provence, ferner bei Florenz, Bologna u. a. O. Italiens gefunden. Ihr schließt sich die zierliche *T. Clusiana* Vent. an, die nach den Mitteilungen von Clusius mit einer Sendung von Blumenzwiebeln i. J. 1606 aus Konstantinopel nach Florenz kam. Sie bewohnt ursprünglich Syrien und Persien, ist aber gegenwärtig besonders in Weinbergen, auf Äckern und ähnlichen Kulturstellen um Lyon, in der Provence, an der Riviera, ebenso in Italien um Florenz und andere Städte, sowie in Spanien und Portugal eingebürgert; im Gebiet findet sie sich nur auf Äckern zwischen Mori und Brentonico in Südtirol. Ihre vegetative Verbreitungsfähigkeit ist sehr groß, sodaß es z. B. große Mühe kostete, sie auf einem Weinberge bei St. Pierre d'Albigny in Savoyen und in einem Gehölz bei Biviers als schädlich auftretendes Unkraut wieder auszurotten. Die Neutulpen (Neotulipae) treten in der Regel gruppenweise gemischt in der Nähe bewohnter Orte auf Äckern, Weinbergen usw. auf, und zwar im Umkreis der drei Hauptzentren Florenz, Bologna und St. Jean de Maurienne in Savoyen; sie mögen teils aus Artenkreuzung, teils vielleicht durch Mutation oder auch durch Knospenvariation entstanden sein. Von ihnen findet sich innerhalb des engeren mitteleuropäischen Florenbezirkes nur *T. Didieri* Jord., die seit 1846 von St. Jean de Maurienne bekannt ist und in einer genau übereinstimmenden Form bei Sitten im Wallis auf Äckern, dort aber nur ausnahmsweise

---

[1]) Über diese systematisch sehr schwer zu entwirrenden Formenkreise haben in neuerer Zeit besonders die monographisch-floristischen Untersuchungen von Levier (105, 106), sowie die historisch-kritischen Forschungen von Graf Solms-Laubach (182), daneben auch einige Arbeiten von A. Fiori (59, 60) und G. E. Mattei (116), Licht verbreitet. (Vgl. 4, S. 196 f.)

blühend, vorkommt. Sie gehört nach ihren innenseits kahlen oder nur schwach behaarten Zwiebelhäuten zu der Verwandtschaftsreihe der *Gesnerianae* [1]).

70. Tulipa silvestris L. Wald-Tulpe. 71. T. australis Link. Südliche T.

Bei dieser Gruppe werden die Zwiebeln stets von festen braunen Häuten umschlossen, die innen nur nach der Spitze zu mehr oder weniger behaart sind. Bei noch nicht blühreifen Individuen wächst die Stammknospe unter Beteiligung einer röhrigen Laubblattscheide regelmäßig zu einem ausläuferartig gestreckten Sproß aus, dessen verdickte Spitze die neue Zwiebel bildet; an blühreifen Pflanzen kommen diese Ausläufer nur ausnahmsweise vor. Die Verjüngungsweise von *T. australis* bedarf noch weiterer Prüfung. Der 15—40 cm hohe Lichtsproß trägt meist 2—3 lineale oder lineal-lanzettliche graugrüne Laubblätter und endet mit einer glockigen, vor dem Blühen nickenden Blüte, die gegen Licht- und Temperaturschwankungen sehr empfindlich ist und ein ausgeprägtes Öffnungs- und Schließungsvermögen, sowie einen mehr oder weniger auffallenden Duft besitzt. Ein dunkler Basalfleck fehlt den Perigonblättern immer; die Staubblätter sind am Grunde der Filamente angeschwollen und hier mit einer Behaarung versehen; an der Außenseite ihrer Basis liegt eine kurze grubenförmige Aushöhlung, die sich nach dem davor stehenden Perigonblatte hin verflacht und in der geöffneten Blüte durch das zugehörige verbreiterte Filament bedeckt wird.

---

[1]) Die Neutulpen sind während ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung, von der wir nur die Endglieder kennen, ohne Zweifel durch die Gartentulpen stark beeinflußt worden, deren Kultur bekanntlich während der ersten Hälfte des 17. Jahrh. zeitweise in Holland großen Aufschwung nahm und von dort aus in andere Länder überging. Wichtig ist für die Entstehungsgeschichte der Gartentulpen der von Levier (105) erbrachte Nachweis, daß die als *T. Gesneriana* L. überall kultivierte Gartenpflanze keiner irgendwo wild wachsenden Art entspricht. Dieser Name bezeichnet vielmehr nur einen Sammelbegriff für gewisse Gartenrassen, deren einheitlicher Ursprung keineswegs feststeht. Auch läßt sich aus den vorhandenen, von Graf Solms sorgfältig geordneten historischen Nachrichten der Schluß ziehen, daß die von Bousbecke, dem Gesandten Kaiser Ferdinand I. am Hofe zu Konstantinopel, i. J. 1554 in türkischen Gärten zuerst gesehenen und von dort nach dem westlichen Europa übertragenen Gartentulpen bereits Züchtungsergebnisse einer vorausgehenden längeren Kultur seitens türkischer Blumenliebhaber und daher wahrscheinlich Mischrassen gewesen sind. Es wird dies zumal durch die Erfahrungen bestätigt, die Clusius über seine Aussaatversuche mit Tulpensamen türkischer Herkunft mitgeteilt hat (182). Auch unsere jetzigen Gartentulpen besitzen noch gewisse Eigenschaften, die ihren Mischcharakter deutlich verraten; so die starke Veränderlichkeit innerhalb der Sämlinge derselben Sorte, die Abänderungen besonders in der Blütenfarbe unter den Tochterzwiebeln einzelner Mutterzwiebeln, endlich die atavistischen Rückschläge, wie z. B. die gelegentliche Bildung von Zwiebelstolonen („Diebszwiebeln"), die den Tulpen aus dem Verwandschaftskreise der *T. silvestris* eigentümlich sind. Neuerdings ist P. Miščenko (Die wilden *Tulipa*- und *Scilla*-Arten des Kaukasus, der Krim und Zentral-Asiens für die Kultur. Bulletin f. angew. Botanik. Jahrg. 5, 1912. S. 53) zu der Ansicht gekommen, daß die Stammformen der Gartentulpen *T. suaveolens* Roth und die in Karabagh (Transkaukasien) bestimmt wild wachsende *T. Gesneriana* sind; die Geschichte der Tulpen habe überhaupt in der Untersuchung der wildwachsenden asiatischen und kaukasischen Formenkreise ihre Aufklärung zu suchen.

In der nachfolgenden Darstellung beschränken wir uns auf die Feldtulpen und berühren die Gartentulpen nur insoweit, als es zur genaueren Erkenntnis der Organisationsverhältnisse jener erforderlich ist.

T. silvestris (Fig. 287) besitzt ein weit ausgedehntes Verbreitungsareal, das einen großen Teil von Mittel- und Südeuropa, nördlich bis Großbritannien und Skandinavien, westlich bis zu der Iberischen Halbinsel und östlich bis zum Kaukasus umfaßt; auch auf einer Reihe von Mittelmeerinseln, wie Sizilien, Malta u. a., sowie auf dem nordafrikanischen Festland bei Algier liegen zerstreute Standorte. Doch ist die Pflanze nur in einem kleinen Teil ihres jetzigen Wohngebietes als von Alters her einheimisch zu betrachten. In Deutschland, Dänemark, Skandinavien und auf den Britischen Inseln ist sie fast überall nur auf Kulturboden, auf Grasplätzen, Weinbergen, Äckern und in Gehölzanpflanzungen anzutreffen, und tritt infolge ihrer starken vegetativen Vermehrung an günstigen Örtlichkeiten meist in massenhafter Individuenanzahl auf. Zahlreiche Standorte beruhen unzweifelhaft auf Verwilderung aus ursprünglicher Gartenkultur, da die Pflanze seit der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts als Ziergewächs verbreitet war und noch gegenwärtig in Bauerngärten hier und da als solches vorkommt. Graf Solms führt (182) eine große Zahl von Gegenden Deutschlands, so vom Unterelsaß, Württemberg, Bayern, von Ulm, Leipzig, Jena, Halle usw. an, wo sie als Wildpflanze noch im 18. Jahrhundert unbekannt war, während andrerseits von ebenso vielen Orten, so von Jena, Frankfurt a. O., Leipzig, direkte Zeugnisse dafür vorliegen, daß sie an diesen Stellen in Gärten gepflegt wurde. In die Rebhügelzone der nördlichen Schweiz ist sie (**19**, S. 439) erst vom Süden her gelangt und ist heute z. B. in der Umgebung von Basel nicht selten, wo sie zu Zeiten Bauhin's noch nicht im wilden Zustande bekannt war. Die Annahme von Fiori und Mattei, daß die auf dem hohen Apennin bei Bologna spontan auftretende *T. australis* die Stammpflanze der *T. silvestris* sei und sich beim Absteigen in Niederungsgebiete in diese verwandelt habe, ist nach Levier schon aus dem Grunde unwahrscheinlich, weil sich *T. australis* schon seit den Zeiten von Clusius in Holland in Kultur befindet und sich trotzdem dort nicht wesentlich verändert hat. Auch für die umgekehrte Verwandlung von *T. silvestris* in *T. australis* spricht keine Tatsache, vielmehr wächst *T. silvestris* auf dem Madonie-



Fig. 287. *Tulipa silvestris.*
Habitusbild, 1:3. (Orig. Photogr. Dr. W. Lang.)

Gebirge von Sizilien auf Triften bei 500 m, ohne die Form der *T. australis* anzunehmen. Dieses Vorkommen am sizilianischen Standort, sowie auch an ähnlichen in Griechenland hält Levier für spontan, und dasselbe nimmt G. Henslow [1]) für Malta an. Radde (139, S. 65) fand *T. silvestris* als Wildpflanze im Steppengebiet zwischen Wolga und Terek im Hügellande Jergeni in Gesellschaft andrer Tulpenarten. Auch für das russische Gouv. Woronesch liegt eine Notiz von Tanfiljew [2]) vor, der sie neben *Scilla cernua, Fritillaria ruthenica, Corydalis Marschalliana* und *Scutellaria altissima* als Begleitpflanze gemischter Laubwälder in einer ehemaligen Vergletscherungszone der Kreise Pawlowsk und Boblow auf kalkreichem Lehmboden wild wachsend beobachtet zu haben scheint. Ebenso fand Krasnow[3]) die Waldtulpe

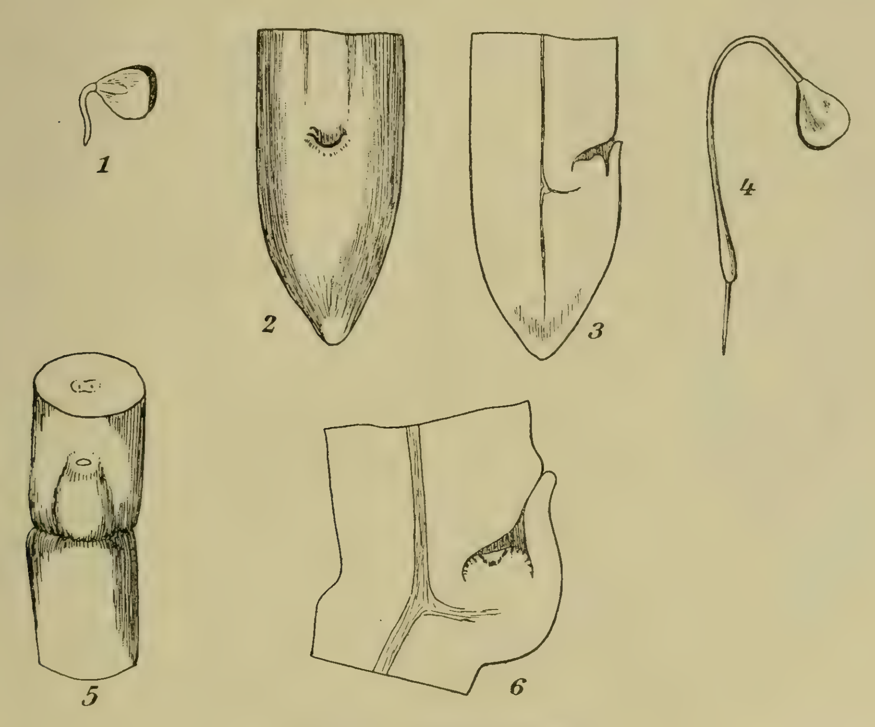


Fig 288. *Tulipa Gesneriana.*

1 Junge Keimpflanze; 1:1. 2 Deren Basis mit der Scheidenöffnung des Keimblattes: 25:1. 3 Längsschnitt durch die Basis des Keimblattes, die Knospe und die Hauptwurzel: 25:1. 4 Ältere Keimpflanze; 1:1. 5 Basis des Keimblattes mit der Öffnung der Scheidenhöhle und oberer Teil der Hauptwurzel; 15:1. 6 Dasselbe im Längsschnitt mit dem Knöspchen; 25;1. (Nach Irmisch.)

in Mischwäldern an Flußläufen in Gesellschaft von *Scilla bifolia, Gagea pusilla. G. minima, Orobus vernus. Convallaria majalis, Polygonatum*-Arten und andrer Frühlingspflanzen des Laubwalduntergrundes. Danach dürfte ein ehemaliges.

[1]) Gardeners Chronicle. 1890, I. S. 610.

[2]) Nach Botan. Jahresb. Bd. 21. Abt. II. 1893. S. 85.

[3]) Gardeners Chronicle. Bd. 22, 1894. Abt. II. S. 207.

wenn auch historisch weit zurückliegendes Ausstrahlungsgebiet von *T. silvestris* in den Waldsteppen Südrußlands und des Kaukasus zu suchen sein. Aus den Steppenländern des Wolgagebietes, Kleinasiens, Syriens und Irans leiten ohne Zweifel auch die von den Türken einst in Gartenkultur genommenen Tulpen-Stammformen ihren Ursprung ab.

T. australis besitzt eine westmediterrane Verbreitung und bewohnt die südwestlichen Alpen der Provence, Riviera, Dauphiné, Savoyen nebst einigen Nachbargebieten bis zum Wallis in der Schweiz, und findet sich ferner in Westfrankreich, auf der Iberischen Halbinsel, den Apenninen und der Balkanhalbinsel.

Über die ersten Stadien der Keimung von *T. silvestris* und anderen Arten einschließlich der Gartentulpen liegen zahlreiche Beobachtungen (153; 53; **101**; **125**), die eingehendsten aber von Irmisch[1]) vor (Fig. 288). Er bezeichnet die Keimung in den allgemeinen Zügen bei den von ihm untersuchten Tulpenarten, wie besonders *T. silvestris*, *T. praecox* und *T. Gesneriana*, als völlig übereinstimmend. Sie tritt bei Topfkultur frühzeitig im Jahre, unter Umständen schon im Januar ein; Samen der Gartentulpe fand G. de St. Pierre (153, S. 159) bereits einige Tage nach der Aussaat im Herbst keimend. In den Anfangsstadien der Keimung zeigt sich zunächst keine wesentliche Abweichung von dem Typus verwandter Gattungen (Typus 5 von Klebs). Der fadenförmige, sich streckende Kotyledon beschreibt nach seinem Hervortreten über die Erde eine schwach bogenförmige Schleife und streift den Samen, in dessen Nährgewebe das Saugerende zuerst befestigt bleibt, meist noch innerhalb des Bodens ab. Die Kotyledonarspalte erscheint als kurzer, quer gestellter Schlitz; die kurz-kegelförmige Hauptwurzel ist anfangs vom Keimblatt noch nicht abgesetzt und zeigt erst später eine leichte Einschnürung als Grenzlinie. Im elliptischen Querschnitt des Keimblattes sind 2 Gefäßbündel, in der Hauptwurzel ein zentrales sichtbar.

Charakteristisch und für die weitere Erstarkung der Pflanze (Fig. 289) bedeutungsvoll erweist sich das spätere Verhalten der anfangs sehr kleinen Keimknospe und der ihr zunächst benachbarten Keimblatt- und Achsenteile. Die Knospe drängt zunächst die dünne Keimblattscheide bauchig nach außen (Fig. 289, 1) und wächst unter Beteiligung der Scheide dicht neben der Hauptwurzel als ein dünner blinddarmähnlicher, aber von außen eingestülpter Hohlfortsatz ziemlich steil nach abwärts (Fig. 289, 2—4); die älteren Beobachter, wie St. Pierre und Fabre bezeichnen dieses Gebilde als „Sporn". Seine Spitze ist anfangs walzig, dann keulenförmig, und schwillt zuletzt eiförmig an. An der Bildung dieses Fortsatzes oder Ausläufers beteiligt sich außer dem Basalteil der Scheide vor allem auch die epikotyle, anfangs ganz kurze und unmerkliche Achse, deren Spitze die Keimknospe trägt. Der nach außen offne (Fig. 289, 3 bei O), die Verlängerung der röhrenförmigen Blattscheide bildende Hohlkanal wird an seiner stärkeren Rückenwand von der epikotylen Achse, an der entgegengesetzten dünneren Vorderseite von der Scheide hergestellt, wobei die ursprüngliche Lage der Scheidemündung (O) keine wesentliche Niveauveränderung erfährt, wohl aber die Spitze des Ausläufers mit der in ihr enthaltenen Stammknospe um eine gewisse Strecke in größere Erdtiefe verschoben wird. Am Ende der ersten Vegetationsperiode, die etwa Anfang Juni oder auch schon früher erreicht wird, ist aus der abwärts beförderten Stammspitze im Innern des Ausläufers allmählich die Primärzwiebel hervorgegeangen. Ihre Entwicklung kommt dadurch zustande, daß sich das erste mit dem Keimblatt abwechselnde Niederblatt zu einem fleischigen Speicherblatt (Fig. 289, 3 bei b) umgestaltet, während das zweite Blatt, später ein assimilierendes Laubblatt, noch in unentwickeltem Zustande verharrt. Die

---

[1]) Th. Irmisch, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Tulipa. Botan. Zeitg. Bd. 21, 1863. S. 177—181.

schon anfangs erweiterte Keimblattscheide bleibt nebst vertrockneten Resten der Keimachse als Schutzhülle des weißen Zwiebelnährblattes stehen; die sonstigen

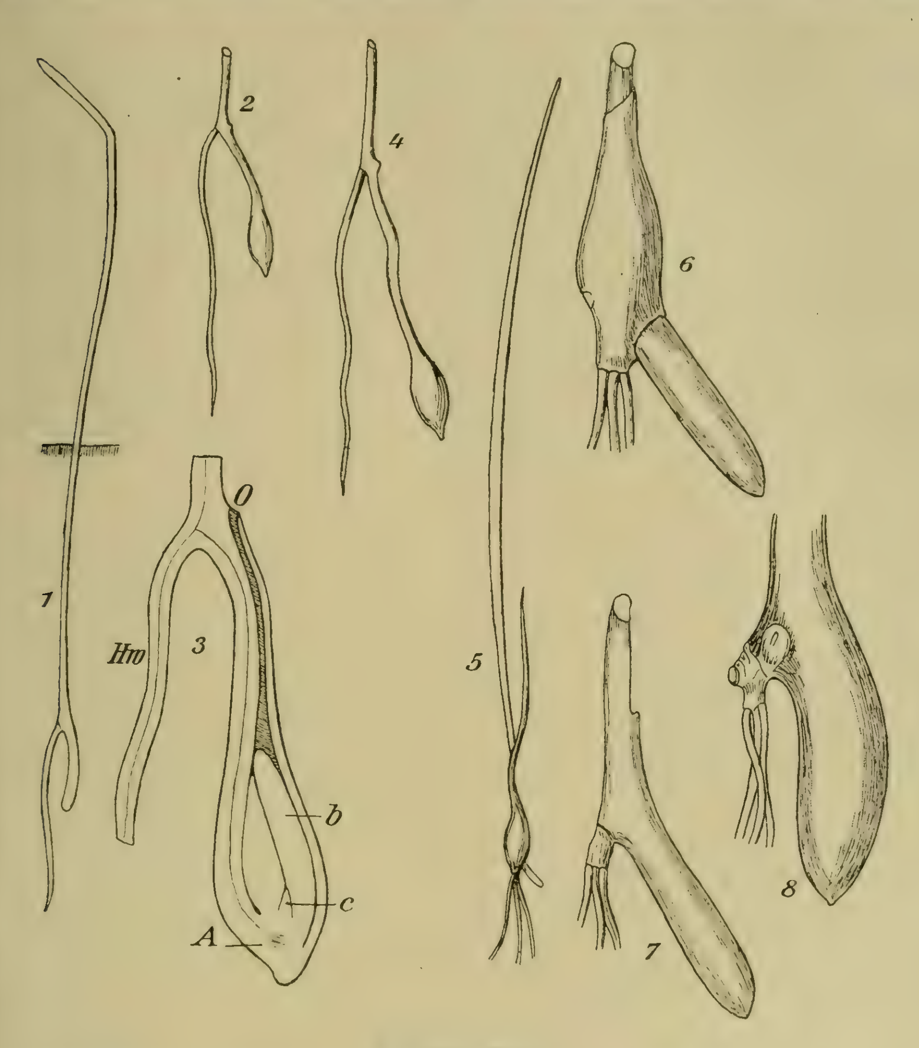


Fig. 289. *Tulipa.*
1 Keimpflanze von *T. silvestris*; 2 : 1. 2 Untere Teile einer Keimpflanze von *T. Gesneriana*, Mitte Mai; etwas vergr. 3 Dasselbe im Längsschnitt; Hw Hauptwurzel, O Scheidenöffnung des Keimblattes, b zweites Blatt (Nährblatt), c drittes Blatt (nächstjähriges Laubblatt), A Achse, auf welcher b aufsitzt; 6 : 1. 4 Untere Teile einer Keimpflanze von *T. biflora*, Ende April; 3 : 1. 5 Zweijährige Keimpflanze von *T. biflora*, Ende April; 1 : 1. 6 Untere Teile derselben nach Entfernung der trockenen Hülle: das Nährblatt ist am Grunde seiner Rückseite von der spornartigen Aussackung des Laubblattes durchbohrt; 6 : 1. 7 Das Nährblatt entfernt, sodaß man die unteren Teile des Laubblattes sieht; 6 : 1. 8 Dieselbe Partie wie 7 von *T. silvestris*, vorn mit einem Knöspchen, das in der Achsel des weggenommenen Nährblattes stand; 5 : 1. (Nach Irmisch.)

Teile des Keimblattes und die Hauptwurzel gehen durch Verwesung völlig zu grunde. Im zuletzt geschilderten Stadium hat die Primärzwiebel den für die Trockenperiode

bestimmten Ruhezustand der Pflanze erreicht; erst im Herbst kündigt sich der Beginn neuer Vegetationstätigkeit durch das Auftreten von 2 oder mehr aus dem Grundachsenteile hervorbrechenden Nebenwurzeln an.

Im folgenden Frühjahr, also im zweiten Lebensjahre, löst sich zunächst das vorjährige Speicherblatt auf und die bis dahin unentwickelte Laubblattanlage tritt als neues Assimilationsorgan an das Licht. Dieses Laubblatt umschließt aber seinerseits wieder ein Niederblatt, das sich später als fleischiges Speicherblatt ausbilden wird, sowie eine neue Laubblattanlage, die beide zusammen eine neue auswandernde Zwiebel (2. Generation) herstellen. Es wird nämlich, bei *T. silvestris* (Fig. 289, 8) und *T. biflora* (Fig. 289, 5—7) regelmäßig, die Stammknospe zum zweiten Male in einen Hohlfortsatz eingeschoben, der jetzt aus dem basalen Scheidenteile des assimilierenden Laubblattes in Verbindung mit dem Grundachsenteil der Zwiebel hervorgeht und bei seinem ausläuferartigen Wachstum die Rückenseite des alten Zwiebelspeicherblattes am Grunde durchbohrt (Fig. 289, 6). Innenseits wird der Hohlkanal (bei *T. silvestris*, aber nicht bei *T. biflora*) von Haaren ausgekleidet, wie sie sich auch an älteren Pflanzen in der Scheidenhöhle des die Zwiebel umschließenden Laubblattes finden. Bisweilen tritt (Fig. 289, 8) schon im zweiten Lebensjahre in der Achsel des ersten Zwiebelnährblattes die Anlage einer Vermehrungszwiebel in Form eines kleinen Knöspchens auf, das dann beim Austreiben des ausläuferartigen Fortsatzes zur Seite gedrängt wird.

Die beschriebne Bildung der Ausläufer und der in ihrer Spitze zur Ausbildung kommenden, mehr und mehr erstarkenden und jeweilig tiefer absteigenden Zwiebeln setzt sich eine längere Reihe von Jahren fort, bis endlich die Blühreife erreicht wird. Schon Clusius fand dafür einen Zeitraum von 5—10 Jahren erforderlich. Die Ausläuferbildung und die Erstarkungsstadien noch nicht blühreifer Individuen von *T. silvestris* hat auch Raunkiär (**154**) studiert und einige wichtige Züge ihrer interessanten Bildungsgeschichte weiter aufgeklärt (Fig. 290—292). Er sah die Ausläuferbildung bereits im Herbst eingeleitet, aber erst im folgenden Frühjahr vollendet. Nach seinen Messungen (wohl an bereits weiter erstarkten Individuen) wird die junge Zwiebel durch den Ausläufer etwa um 25 cm von der Mutterzwiebel entfernt. Der Ausläufer entsteht auf der dem Laubblatt entgegengesetzten Seite der Zwiebel als einseitiger hohler spornförmiger Auswuchs des unteren Scheidenteils (Fig. 290. 291); gleichzeitig streckt sich die Hauptachse einseitig unterhalb der Terminalknospe und verbindet diese mit dem Achsenteil der Mutterzwiebel. Solange der Ausläufer noch nicht seine volle Länge erreicht hat, ist er gleichmäßig etwa 1—2 mm dick; erst nach Erlöschen des Längenzuwachses beginnt die neue Zwiebel mit Hilfe der vom Laubblatt produzierten Nahrung zu wachsen, wobei die behaarte Ausläuferspitze (Fig. 292 A, C) mehr und mehr anschwillt. Aus ihrem kegelförmigen, abwärts gerichteten Endvorsprung brechen im Frühjahr junge Nebenwurzeln hervor; vorher scheinen die feinen Haare auf der Außenfläche der Ausläuferspitze die Funktion von Wurzelhaaren auszuüben. Durch den Hohlkanal im Innern des Ausläufers steht die wachsende Stammspitze mit der Außenluft in Verbindung. Die den Kanal innenseits auskleidenden Haare haben vermutlich die Bedeutung von Schutzorganen gegen starken Temperaturwechsel. Nach dem Austreiben stirbt der gestreckte Teil des Ausläufers ab, nur die seine angeschwollne Spitze umgebende Hülle bleibt erhalten. Die junge Zwiebel ist im folgenden Frühjahr vollständig entwickelt (Fig. 292 C) und besteht aus einem dicken, mit Reservestoffen erfüllten Speicherblatt nebst einer von diesem umschlossnen Laubblattanlage.

Die Richtung der Ausläufer ist nicht immer eine nach abwärts gehende, vielmehr können sie nach Raunkiär sehr verschiedene Wachstumsrichtungen, selbst schräg nach aufwärts, einschlagen, wenn sie an harten Erdschichten Widerstand finden. Wo die Ausläufer sich frei entwickeln können und auf ihrem Wege keine undurch-

dringlichen Schichten treffen, nimmt in der Regel die Verjüngungszwiebel eine tiefere Stelle ein als ihre Mutterzwiebel, da auch bei anfänglich horizontalem Wachstum des Ausläufers sein Vorderende sich bogenförmig nach abwärts richtet und die Spitze der jungen Zwiebel lotrecht in die Erde gesenkt wird. Raunkiär pflanzte gegen Ende des Oktober eine Anzahl junger Zwiebeln in gleichmäßig fein gesiebte Erde, und zwar in verschiedenen Tiefen und in ungleicher Lage ein, sodaß einige Zwiebeln wagerecht, andere aber senkrecht standen. Bei allen diesen Zwiebeln wuchsen die Ausläufer zunächst wagerecht aus, aber zuletzt bog sich die Spitze mit der jungen Zwiebel immer bogenförmig nach abwärts.

Außer dem Ausläufer mit der Verjüngungszwiebel an der Spitze wird bei älteren Pflanzen auch in der Achsel der Nährblattschuppe eine zweite Zwiebel (Vermeh-

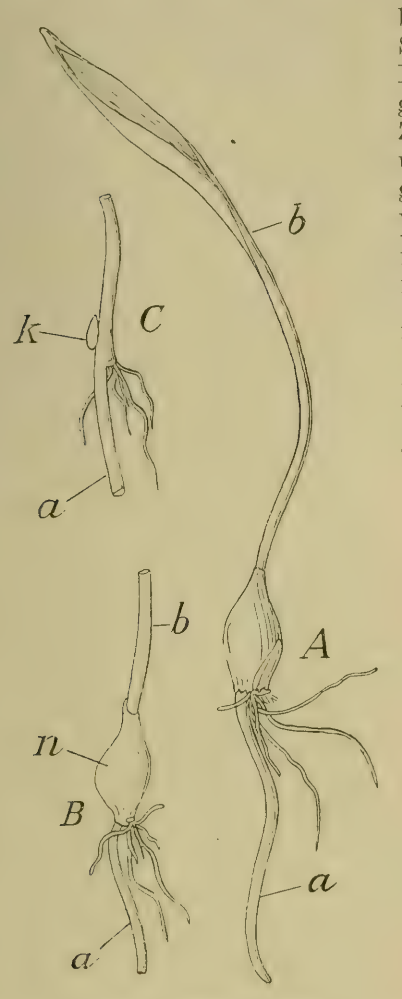


Fig. 290. *Tulipa silvestris.*
A Junge mit einem Laubblatt versehene Pflanze, am Grunde mit einem Ausläufer neben den Wurzeln, die Zwiebel von einer dünnen braunen Haut umgeben. B Dieselbe nach Entfernung des äußersten dünnen Zwiebelblattes, sodaß das äußerste Nährblatt zum Vorschein kommt. C Auch das Nährblatt entfernt, sodaß man die in seiner Achsel stehende Knospe sieht. a Ausläufer, b Laubblatt, n Nährblatt, k Knospe. 1:1. (Nach Raunkiär.)

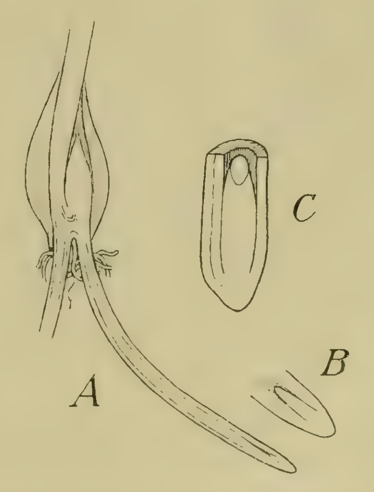


Fig. 291. *Tulipa silvestris,* Ausläufer-Bildung.
A Längsschnitt einer Zwiebel mit dem Fortsatz eines Blattes (links) und der Knospe (rechts), im letzteren an der Spitze die laterale Knospe; 1:1. B Ausläuferspitze mit der Seitenknospe im Längsschnitt; 2:1. Durchschnitt durch eine Ausläuferspitze mit unverletzter Knospe; 5:1. (A und B nach Henry, C nach Irmisch.)

rungszwiebel) gebildet, die sich aus einem dünnen scheidenförmigen Vorblatt, einem fleischigen Speicherblatt und einer Laubblattanlage zusammensetzt. In

der Regel bleibt diese Vermehrungszwiebel zwischen den alten Blattresten der Mutterzwiebel stehen; doch sah Henry (86, S. 284) in häufigen Ausnahmefällen auch diese Vermehrungszwiebel mittels eines Ausläufers auswachsen, der in diesem Fall von dem Zwiebelspeicherblatt nebst zugehörigem Grundachsenteil gebildet werden muß. An ein und derselben Zwiebel befanden sich dann 2 Ausläufer (Fig. 291 A). Weder Raunkiär, der Hunderte von Zwiebeln untersuchte, noch Irmisch vermochten indessen solche Fälle aufzufinden; vielmehr nahm die Vermehrungszwiebel stets den Platz der Mutterzwiebel ein, während die Verjüngungszwiebel um eine Strecke von der Mutterzwiebel entfernt wurde und nach dem Absterben des gestreckten Ausläuferteils frei in der Erde lag.

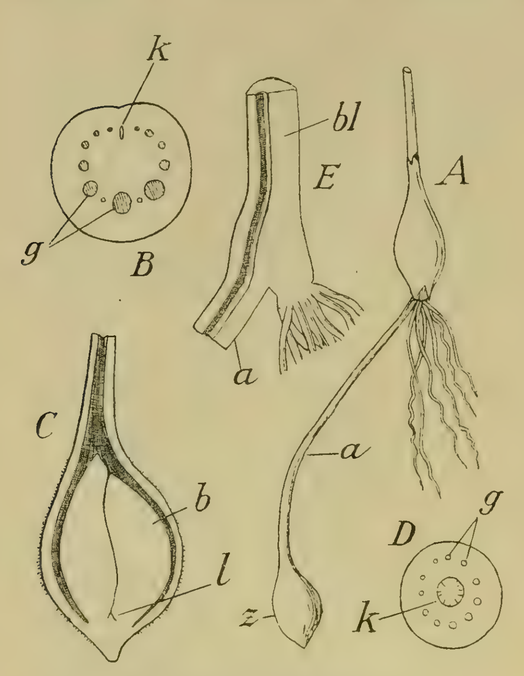
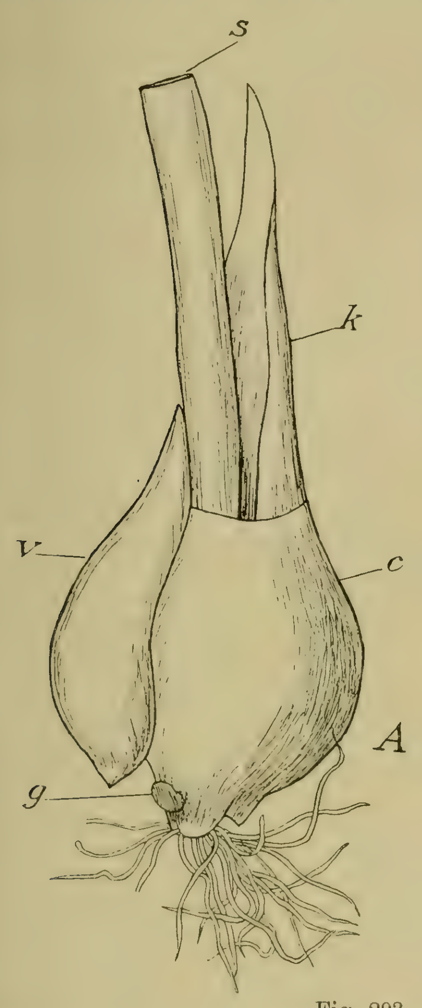


Fig. 292. *Tulipa silvestris.*
A Unterster Teil einer jungen Pflanze mit einem Ausläufer a und einer Verjüngungszwiebel z an dessen Spitze; 1:1. B Querschnitt durch den untersten stielförmigen Teil des Blattes, k Kanal, g Gefäßbündel; 10:1. C Längsschnitt durch die Verjüngungszwiebel an der Spitze des Ausläufers; b Nährblatt, l erstes Laubblatt; 3:1. D Querschnitt des Ausläufers; g Gefäßbündel, k Kanal mit behaarter Wandung; 10:1. E Längsschnitt durch den untersten Teil des Blattes bl und den obersten Teil des Ausläufers a; der Kanal im Ausläufer geht in den Kanal des Blattes über, der durch dessen stielförmigen Grund in die Luft mündet; 5:1. (Nach Raunkiär.)

Die Ausläuferbildung hat nach den angeführten Beobachtungen somit eine doppelte Bedeutung (154). Einmal werden durch sie die beiden Zwiebeln regelmäßig voneinander entfernt, sodaß die Pflanze auf diese Weise fortgesetzt neues Terrain zu gewinnen vermag; ferner wird vermittelst der Ausläufer die günstigste Erdtiefe erreicht und überhaupt eine optimale den jeweiligen Bodenverhältnissen entsprechende Niveaustellung der Verjüngungszwiebel ermöglicht.

Für die Lebenseinrichtungen von *T. silvestris* und aller übrigen Tulpenarten kommt die Periodizität der Wachstumsvorgänge in Betracht, die bei derartigen Steppengewächsen vorzugsweise von dem Wechsel zwischen niederschlagreichen und dürren Perioden der Jahreszeit abhängig ist. In der feuchten Frühjahrsperiode erfolgt bei den Tulpen im ersten Lebensjahr die Keimung, die Entfaltung des Keimblattes und die Bildung des ersten Ausläufers, darauf folgt in der Trockenperiode des Sommers der Ruhezustand der Primärzwiebel und in der feuchten Herbstperiode das Austreiben der ersten Nebenwurzeln; ähnlich fällt im 2. Lebensjahr das Auswachsen des ersten assimilierenden Laubblattes und die Bildung des zweiten Ausläufers in die feuchte Frühjahrsperiode, der Ruhezustand des zweiten Zwiebeljahrganges in die sommerliche Trockenzeit und die Neubewurzelung in die feuchte Herbstperiode. Die gleiche Periodizität setzt sich auch in allen folgenden Lebensjahren bis zum Eintritt der Blühreife fort. Nur beginnt bisweilen schon in der

Herbstperiode das Austreiben des neuen Laubblattes sowie das Hervortreten des jungen Ausläufersprosses; doch gelangen diese Vorgänge immer erst in der Frühjahrsperiode zu ihrem Abschluß. Auch die Wurzelbildung kann ausnahmsweise bereits vor dem sommerlichen Ruhezustand der Zwiebel ihren Anfang nehmen. Auf diese Weise sichert sich die Pflanze eine möglichst lange Dauer ihrer Wachstums- und Assimilationszeit. Als Speicherorgane werden immer nur 1—2 Niederblätter verwendet, deren Reservestoffe dem nächsten noch unentwickelten Laubblatt und dem jungen Ausläufersproß zugute kommen. Der einzelne Zwiebelsproß hat eine zweijährige Entwicklungsperiode. Jedenfalls gibt sich in dem blatt- und wurzellosen Ruhezustand der Zwiebel eine Anpassung an das Steppenklima zu erkennen. In unsern mitteleuropäischen Breiten tritt die Sommerruhe, die der Trockenperiode der Steppenländer entspricht, nach Rimbach (149, S. 30) im Juli und August, nach Irmisch auch schon im Juni ein. Für die Wurzelbildung, die bei *Tulipa* nur einmal in jeder Vegetationsperiode stattfindet, nimmt erstgenannter Forscher den Monat September, für das Erscheinen der Blätter und das Austreiben der Zwiebel-



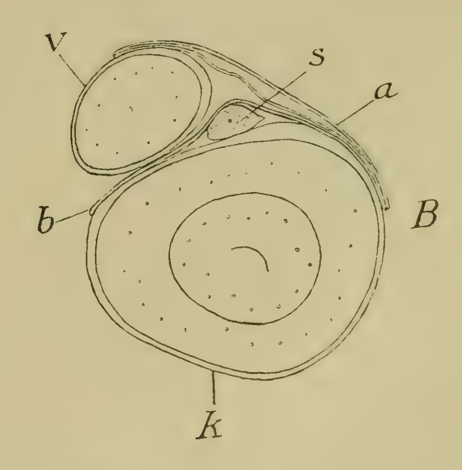


Fig. 293. *Tulipa silvestris.*

A Zwiebel nach der Blütezeit im Mai nach Entfernung der beiden äußersten Zwiebelhäute; s Blütenstengel, c das 3. Zwiebelblatt, ein Nährblatt, welches die Kraftknospe k umschließt, v eine bereits abgelöste Vermehrungsknospe, g die Stelle, wo die Zwiebel mit der vorjährigen in Verbindung stand. B Querschnitt derselben Zwiebel; a und b die äußersten Zwiebelhäute, die übrigen Buchstaben wie in A. 3:2. (Orig. H. Astheimer.)

ausläufer den März als Normaltermin an. Die Assimilationszeit dauert vom März bis Juni, die Blütezeit fällt in den Mai und die Fruchtreife in den Juni. Zu dieser Zeit sterben auch die im Vorjahr gebildeten Wurzeln wieder ab, und die Pflanze

tritt in den Sommerschlaf ein. Da diese Daten Rimbachs sich auf die blühende Pflanze, die Zeitbestimmungen von Irmisch und Raunkiär aber vorzugsweise auf die Keimungs- und Erstarkungszustände beziehen, läßt sich aus ihrer Vergleichung der wichtige Satz ableiten, daß die Wachstumsvorgänge von *T. silvestris* von der ersten Lebensperiode der Keimpflanze bis zum Stadium der Blühreife im großen und ganzen stets die gleiche Periodizität mit übereinstimmender Verteilung der Einzelphasen auf die Frühjahrs- und Herbstperiode einhalten.

Für den Vergleich der Lebenseinrichtungen bei Zwiebelpflanzen wie *Tulipa*, *Fritillaria*, *Gagea*, *Allium* und *Scilla*, und Knollengewächsen wie *Colchicum* haben die in Rede stehenden periodischen Wachstumsvorgänge grundlegende Bedeutung, wie das besonders von Rimbach zuerst angedeutet worden ist.

An erwachsenen blühenden Exemplaren von *T. silvestris* zeigt sich die Zwiebel (Fig. 293) zunächst außen von einigen dünnen braunen Häuten umgeben, die von ehemaligen Niederblattschuppen herrühren. Zwischen diesen Häuten und der diesjährigen Zwiebel finden sich die Reste von einem bis mehreren trocknen Blütenstengeln, die eben so vielen früheren Jahrgängen angehören. Nach Entfernung der braunen Häute bemerkt man auf der einen Seite des Zwiebelgrundes eine ziemlich große, etwa dreikantige Narbe, die der Stelle entspricht, an der die jetzt blühende Zwiebel in Verbindung mit ihrem Muttersproß stand. Auf der entgegengesetzten Seite ist die Zwiebelachse zu einem abwärts gerichteten, halbkreisförmigen Fortsatz ausgezogen, der ein Büschel von Nebenwurzeln trägt. Das äußerste Blatt der Zwiebel stellt ein dünnes scheidenförmiges braunes, innenseits mehr oder weniger behaartes Niederblatt — seiner Stellung nach ein Vorblatt — dar, das als mechanische Schutzhülle dient. Es umschließt 1—2 ebenfalls scheidige, aber fleischige Speicherblätter, die zur Blütezeit schon verdünnt sind und ihre Reservestoffe größtenteils abgegeben haben. Über dem obersten Speicherblatt folgt der oberirdische Stengel mit 2—4 spiralig gestellten Laubblättern und der Gipfelblüte. Zwischen Blütenstengel und oberstem Speicherblatt steht in der Achsel des letzteren die bereits weit vorgeschrittene Verjüngungszwiebel (Kraftknospe) des nächsten Jahrganges, die zur Blütezeit die alte Zwiebel bereits stark zusammengedrückt hat. Auch der neue Jahrgang besteht wieder aus einem umschließenden dünnen Vorblatt und 2 dicken Speicherblättern. Wenn, wie gewöhnlich in älteren Stadien, 2 Speicherblätter ausgebildet sind, wird auch in der Achsel des zweiten regelmäßig eine Vermehrungsknospe angelegt (**154**).

Der Übergang zwischen dem eben geschilderten blütentragenden Zustande der Pflanze und den ihm vorausgehenden Erstarkungsstadien wird nach Irmisch (87, S. 58) durch Zustände vermittelt, in denen zwar bereits ein Laubstengel mit mehreren Blättern, aber nur eine verkümmerte Gipfelblüte zur Entwicklung kommt; man findet letztere dann in dem zusammengerollten Grunde des obersten Laubblattes als ganz klein gebliebene Knospe. Indessen fand Irmisch auch beblätterte Stengel ohne jede Spur einer Gipfelblüte. Ob diese Zwischenstadien, die übrigens deutlich die Abhängigkeit des Blühens von dem Ernährungs- und Erstarkungszustande des die Blüte tragenden Sproßsystems demonstrieren und auch bei andern *Liliaceen* (z. B. *Paris*) in ähnlicher Weise zu finden sind, nur eine gelegentliche oder eine notwendige Entwicklungsstufe der Pflanze vorstellen, könnte zweifelhaft erscheinen. Doch möchte man das letztere annehmen, da beim Auswachsen der Terminalknospe zu einem beblätterten Stengel der Verjüngungsmodus jedenfalls geändert wird und sympodiale Verzweigung durch eine Kraftknospe in der obersten Niederblattachsel eintritt. Dagegen wächst *T. silvestris* während der Stadien, in denen nur 1 Laubblatt und der oben beschriebne Zwiebelausläufer gebildet werden, immer auf monopodialem Wege weiter, wobei jedesmal die Terminalknospe mittels des sich streckenden Achsenteils aus der alten Zwiebel auswandert. Die Ausläuferbildung von *T. silvestris* läßt sich demnach als ein monopodial wachsendes Rhizom auffassen, dessen einzelne

Abschnitte sich kettenförmig Jahr für Jahr aneinander reihen und das sich aus den im Ruhezustande frei werdenden Zwiebeln der aufeinander folgenden Jahrgänge zusammensetzt. Eine Sproßkette von Zwiebeln ist nach den Andeutungen von Pallas[1]) und Henry (86, S. 288 f.) für *T. biflora* charakteristisch, bei der die älteren Jahrgänge sämtlich in lockerem Zusammenhange bleiben, und der jeweilige Lichtsproß sich durch den von der alten Zwiebel hinterlassenen Hohlraum hindurch seinen Weg suchen muß. Der hier zugrunde liegende Wachstumsmodus bedarf weiterer Aufklärung, wenn er auch aus der für *T. silvestris* bekannten Bildungsweise der Ausläufer verständlich erscheint. Henry nimmt an, daß die Verjüngung „durch eine sich herabsenkende laterale Zwiebelknospe", also sympodial, stattfindet. Diese sämtlichen Zwiebeln sind Erzeugnisse ein und desselben periodisch wachsenden und wieder in Ruhezustände übergehenden primären Stammteiles. Ökologisch ist dabei ferner beachtenswert, daß von diesen Zwiebelgliedern sich jedesmal 2 einander zeitweilig umschließen und der jüngere Jahrgang sich stets auf Kosten des älteren aufbaut.

Wie bereits erwähnt, hört im normalen Fall die Ausläuferbildung von *T. silvestris* mit dem Eintritt der Blühreife auf; Abweichungen davon kommen jedoch nicht selten vor (86), indem bei Vorhandensein einer Vermehrungsknospe auch diese einen Ausläufer aus der Mutterzwiebel aussenden und in seiner Spitze eine frei werdende Tochterzwiebel ausbilden kann. Auch Levier (105, S. 217) hat an samentragenden Exemplaren von *T. silvestris* die Ausläuferbildung eintreten sehen, läßt es aber unentschieden, ob das einen Ausnahmefall darstellt. Von *T. silvestris* beschreibt Raunkiär einen Fall, bei dem das die Speicherblätter einschließende, sonst niederblattartig bleibende Vorblatt gleichzeitig mit der Blüte der Mutterzwiebel zu einem Laubblatt mit ca. 10 cm langer Spreite und 15 cm langer stielförmiger und hohler Scheide ausgewachsen war; durch die Höhlung dieser abnorm verlängerten Scheide stand die im Grunde des Vorblattes befindliche Knospe ebenso mit der Außenluft in Verbindung wie sonst die in der hohlen Ausläuferspitze eingeschlossene junge Zwiebel. Auf die Bedeutung des Hohlkanals für die Luftzufuhr zu der Sauerstoff verbrauchenden, tief in die Erde versenkten Zwiebelknospe wirft diese Anomalie ein interessantes Schlaglicht. Wahrscheinlich steht überhaupt die Bildung des Ausläufers mit seinem langen Hohlkanal mit dem Respirationsbedürfnis der heranwachsenden Zwiebelknospe im Zusammenhang.

Unter den mit *T. silvestris* verwandten Arten ist die Ausläuferbildung auch bei *T. australis* bekannt (86, S. 278). Die Gartentulpe bildet nur in seltenen Ausnahmefällen Stolonen, denen Graf Solms (182) besondere Aufmerksamkeit zuwendete. Nach seinen Beobachtungen ist mit der Bildung der Ausläufer bei der Gartentulpe stets eine laubblattartige Entwicklung des Vorblattes an der Haupt-Seitenzwiebel verbunden. Wir sehen hier also ähnliches eintreten, wie bei der oben nach Raunkiär erwähnten Anomalie von *T. silvestris*.

Die Wachstumsweise der Gartentulpe stimmt im ganzen mit der von *T. silvestris* überein (87, S. 54), nur wird eine größere Zahl von Speicherblättern, meist 4—5, gebildet, die spiralig angeordnet sind und wie bei *T. silvestris* von einem dünnen, innenseits behaarten Vorblatt umschlossen werden. Dieses Vorblatt hat eine seitliche Stellung zu der Abstammungsachse des Blütenstengels; gleiches gilt für die in der Achsel des Vorblattes zuweilen auftretende Knospe. Die in einem Halbkreis geordneten Wurzeln entspringen stets auf der Seite der Zwiebel, auf oder bei der auch die Verjüngungsknospe liegt. Letztere ist im Frühjahr bereits sehr weit in der Entwicklung vorgeschritten. Außerdem können Vermehrungs- und Beiknospen in den Achseln des Vorblattes und der fleischigen Niederblätter zur Ausbildung kommen.

---

[1]) Reise d. versch. Prov. d. russ. Reiches. 1771—1776. Bd. 3. S. 727 f.

Innerer Bau der vegetativen Organe. Schutzeinrichtungen.

Anatomisch sind die äußeren Zwiebelschalen von *T. silvestris* durch das Auftreten von Stereïden ausgezeichnet, die unter der dünnwandigen Epidermis in Form mächtig verdickter Sklerenchymzellen (184, S. 447) entwickelt sind (Fig. 294), aber bei andern Arten, wie z. B. der Gartentulpe, völlig fehlen. Die Festigkeit des Vorblattes von *T. silvestris* wird dadurch verstärkt, daß die Epidermiszellen in der Querrichtung gestreckt sind und sich daher mit den längs gestreckten Sklerenchymfasern unter rechtem Winkel kreuzen (**154**). Der Besitz dieses Schutzmittels kennzeichnet *T. silvestris* ebenso wie einige unserer einheimischen *Gagea*-Arten als Pflanzen, die ursprünglich in lehmreichen Steppengebieten ihren Sitz gehabt haben. Die Haarbekleidung auf der Innenseite der Vorblattschuppe von *T. silvestris*, die sich bei andern *Tulipa*-Arten bis zu dichter Filz- oder Wollbehaarung steigern kann, bildet ein weiteres, durch klimatische Faktoren hervorgerufenes Schutzmittel. Offenbar wird durch eine solche luftführende Zwischenschicht innerhalb der Zwiebelschalen ein Wärmeschutzmantel ähnlich wie bei behaarten Knospen geschaffen, der die darunter liegenden Speicherblätter und zarten jungen Sproßanlagen vor zu starken Temperaturschwankungen bewahrt.

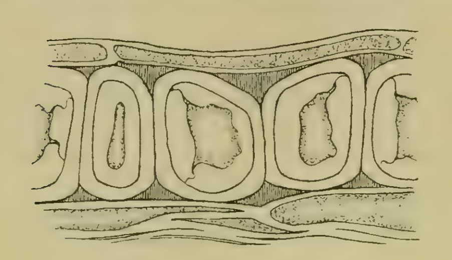


Fig. 294. *Tulipa silvestris.* Querschnitt durch den äußeren Teil einer vertrockneten Zwiebelschale; 380 : 1. (Nach v. Tavel.)

Das Reservematerial der Speicherschuppen liefern vorzugsweise Stärkekörner und proteïnreiche Schleimstoffe.

Beim Hervortreten des Lichtsprosses von *Tulipa* zur Frühjahrszeit kommen gewisse Knospenschutzeinrichtungen zur Geltung (**5**; **210**). Der junge Sproß tritt als ein Kegel hervor, dessen Mantel von dem zusammengerollten äußersten Laubblatt gebildet wird, während die übrigen Blütenblätter dütenförmig ineinander stecken und die bereits weit geförderte Blütenknospe umschließen. Als wichtigstes Schutzorgan und zugleich als Bohrer fungiert in erster Linie die knorpelig-kompakte und fest gebaute Spitze des äußersten Laubblattes, die beim Durchtritt durch den festen Erdboden am häufigsten einer Verletzung ausgesetzt ist.

Ein weiteres Schutzmittel der oberirdischen Teile von *Tulipa* bildet die sie überziehende Wachsschicht, die als eine Aneinanderlagerung dichter Stäbchen die Epidermis überkleidet (32, S. 89). Sie entsteht auf den Blättern schon frühzeitig, sobald diese aus der Knospenlage hervortreten, ist auf der Blattoberseite stärker entwickelt als unterseits, und ermöglicht nicht nur ein schnelles Abfließen des auffallenden Regenwassers, sondern auch einen gewissen Schutz gegen Transpirationsverlust.

Der beblätterte Stengel, an dessen Festigkeit wegen der geringen Zahl der Blüten keine besonders hohen Ansprüche gestellt werden, zeigt bei *T. silvestris* unmittelbar über der Einfügung des obersten Zwiebelblattes (nach 55) auf dem Querschnitt in der Mitte etwa 10—12 Gefäßbündel, deren zahlreiche Gefäße sich um ein nach außen gewendetes Kambiformbündel in Form eines Halbmondes gruppieren. Sklerenchymfasern finden sich in der Umgebung der Gefäßbündel nicht, dagegen sind einzelne Zellen des Grundgewebes auf der inneren und auch auf der äußeren Seite des Bündels verholzt. Die Zellen des Grundgewebes sind in dieser Höhe des Stengels überall gleichmäßig zartwandig, nur die unmittelbar unter der kleinzelligen Epidermis liegende Schicht hat stark verdickte tangentiale und z. T. verholzte Wände. Weiter aufwärts wird der stumpf-2schneidige Stengel, wo er aus der Umhüllung der Zwiebelblätter heraustritt, zylindrisch und dicker (Fig. 295), und gleichzeitig

tritt eine Vermehrung der Gefäßbündel dadurch ein, daß sich neue in der Mitte an die schon vorhandenen ansetzen; die Gefäße liegen hier nur noch der Innenseite des Kambiforms an. Das Grundgewebe zeigt nun eine Sonderung in Rinde und Zentralzylinder; erstere ist ein zartwandiges Parenchym, die äußeren Zellen des Zentralzylinders besitzen getüpfelte verdickte Membranen und zeigen eine gegen die Mitte des Stengels allmählich abnehmende Verholzung. Weiter aufwärts nehmen diese Zellen allmählich prosenchymatische Form an. Häufig nimmt auch die innerste Rindenschicht an der Verholzung der Außenscheide teil. Die Blattspurstränge treten etwa zu 16—20 aus einem Blatt konvergierend durch die Rinde in den Zentralzylinder und legen sich an andere Stränge an; vorzugsweise dringen aber nur die stärkeren Gefäßbündel bis in die Stengelmitte hinein, während die schwächeren sich

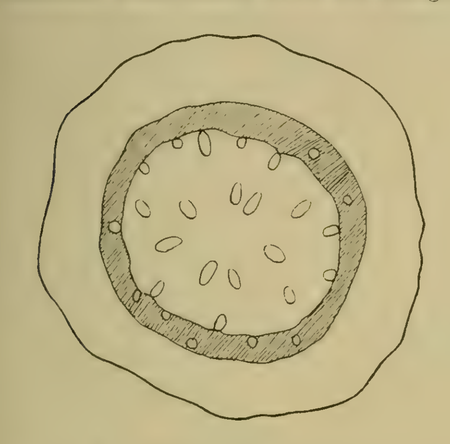


Fig. 295. *Tulipa silvestris.* Schematischer Querschnitt des Stengels zur Erläuterung der Lagerung der Gefäßbündel; mechanischer Ring schraffiert. (Nach Fuchsig.)

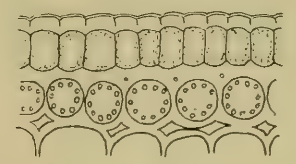


Fig. 296. *Tulipa silvestris.* Querschnitt durch die Epidermis des Stengels und die darunter liegende Zellschicht; 165 : 1. (Nach Raunkiär.)

größtenteils bald nach ihrem Eintritt in den Zentralzylinder mit den benachbarten stärkeren Bündeln vereinigen. Im innern Teil des Stengels finden sich bisweilen Anastomosen; stammeigene Stränge kommen nicht vor. Im übrigen entspricht der Bündelverlauf dem von *Fritillaria.* Zur Verstärkung der Stengelfestigkeit trägt die auffallend kräftige Verdickung der Außenwände der Epidermiszellen, sowie die kollenchymatische Ausbildung des äußeren Grundgewebes (Fig. 296) bei (154). Während bei *T. silvestris* die Gefäßbündel im mechanischen Ring und innerhalb desselben liegen, sind sie bei *T. australis* (und *T. Gesneriana*) nur innerhalb desselben in mehreren Kreisen angeordnet.

Vom Bau der Wurzel ist der 4strahlige Zentralstrang bei *T. silvestris* und die Zweischichtigkeit des Perikambiums gegenüber den Holzteilen bei *T. Gesneriana* zu erwähnen (32, S. 371).

Die Laubblätter zeigen bei *T. silvestris* und *T. Gesneriana* außer den oben erwähnten Wachsauflagerungen auf der Epidermis keine anderen xerophilen Merkmale im Bau, was auch bei ausgesprochenen Steppenpflanzen deshalb nichts auffallendes hat, weil ja die Blätter während der niederschlagreichen Frühlingsperiode leben und arbeiten. Das Assimilationsgewebe ist isolateral angeordnet und wird von Luftlücken durchzogen, alle seine Zellen sind parallel zur Oberfläche gestreckt und führen Chlorophyll, die inneren weniger. Im Blattquerschnitt erscheint eine Reihe abwechselnd großer und kleinerer Gefäßbündel, ungefähr in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite. (Fuchsig, a. a. O.) Die Spaltöffnungen liegen in unge-

fähr gleichem Niveau mit den Epidermiszellen; auffallend erscheint das Fehlen von Rhaphidenschläuchen im Blattparenchym (32, S. 149), die sonst in *Liliaceen*-Blättern sehr verbreitet sind, aber auch bei *Fritillaria meleagris* und *Lilium martagon* vermißt werden.

Blütenverhältnisse. Der blühbare junge Sproß von *T. silvestris* zeigt sich im Herbst bereits stark gefördert (87, S. 57), doch wird die Blüte erst im folgenden Frühjahr ausgegliedert. Die Blütezeit ist April und Mai; in Wien fällt der mittlere Termin für den Beginn des Blühens auf den 2. Mai [1]). Die Blüte nimmt vor der Anthese durch Krümmung der Trägerachse eine nickende Stellung ein. Das Perigon besitzt einen ausgeprägten Bewegungsmechanismus, der durch Licht- und Temperaturänderungen periodisch ausgelöst wird; infolge dessen sind die Blüten bei Sonnenschein und Wärme fast sternförmig geöffnet und aufrecht, dagegen bei regnerischem und kaltem Wetter, sowie des Nachts fast glockenförmig fest geschlossen und schräg nach abwärts gerichtet. Diese Bewegungen lassen sich (136; 217; 24 u. a.) teils auf einseitig gefördertes Wachstum der Perigonblätter, teils auf Änderungen der Gewebespannung zurückführen; der Anstoß zur Bewegung geht jedenfalls von den lange Zeit wachstumsfähig und turgeszent bleibenden Zellen an der Basis der Blütenblätter aus. Von einer Reihe von Örtlichkeiten besonders im nördlichen Gebiet wird angegeben, daß *T. silvestris* selten oder gar nicht zum Blühen gelangt; Raunkiär fand, daß die Blütenbildung durch günstigere Beleuchtung und Ernährung gesteigert werden kann, und daß die unter solchen Bedingungen erzielten Blüten sich sowohl durch Größe, wie durch häufige Abweichung von den normalen Zahlverhältnissen auszeichneten.



Fig. 297. *Tulipa silvestris.*
Geöffnete Blüte von der Seite nach Wegnahme von 3 Perigonblättern und 3 Staubblättern; 1 : 1. (Orig. K.)

Die außen grünen, innen hellgelben 6 Perianthblätter der voll entwickelten Blüte von *T. silvestris* (Fig. 297) haben eine elliptisch-lanzettliche Gestalt mit ausgezogener Spitze, die inneren sind breiter, an der Basis stärker zusammengezogen und hier mit Wimperhaaren versehen; sie werden von 3 parallelen Hauptnerven der Länge nach durchzogen, die von 2 etwas heller gefärbten Streifen begleitet sind und neben denen gegen den Rand gerichtete, sich wiederholt gabelig verzweigende Seitennerven verlaufen. An den äußeren Perianthblättern findet sich nur ein einzelner stärkerer Hauptnerv mit ähnlichen bogenläufigen Verästelungen auf jeder Seite (105, S. 202). Die Länge der Blütenblätter beträgt 50—55 mm, die Breite der äußeren ca. 18, die der inneren bis 30 mm. Die 6 abgeflachten gelben Filamente laufen plötzlich in eine dünne pfriemenförmige Spitze aus, auf der die linealen, längs aufspringenden, oben schwärz-

---

[1]) K. Fritsch, Ergebnisse mehrjähriger Beobachtungen über die periodischen Erscheinungen in der Flora und Fauna Wiens. Denkschr. d. math.-nat. Cl. d. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 24, 1864. S. 53.

lich punktierten Antheren sehr beweglich inseriert sind; die äußeren Filamente sind 12, die inneren 16, die Antheren etwa 18 mm lang. Der reichlich erzeugte, gelbe, wenig klebrige Pollen besteht aus großen elliptischen, mit einer Falte und netzaderiger Exine versehenen Zellen und enthält nur wenige beigemengte abortierte Körner (105); er ist gegen Wasser sehr widerstandsfähig (122). Dicht oberhalb der Basis sind die Filamente (Fig. 298) auf ihrer nach außen gewendeten Seite angeschwollen und hier ringsum mit weißen Haaren bekleidet; an der Basis selbst sind sie wie zusammengedrückt, und da an dieser Stelle die Ansätze der Perigonblätter dicht anliegen, so entsteht hier eine grubenförmige Höhlung, die sich gegen das davor stehende Perigonblatt abflacht. In der Mitte der Blüte erhebt sich der flaschenförmige 3kantige, 18 mm hohe Fruchtknoten mit 3 sitzenden gelben, verhältnismäßig kurzen Narbenkanten, deren Papillen zylindrisch oder keulenförmig sind; der obere Teil des Fruchtknotens enthält 3 getrennte, mit Papillen ausgekleidete Höhlungen, durch welche die Pollenschläuche ihren Weg nehmen.

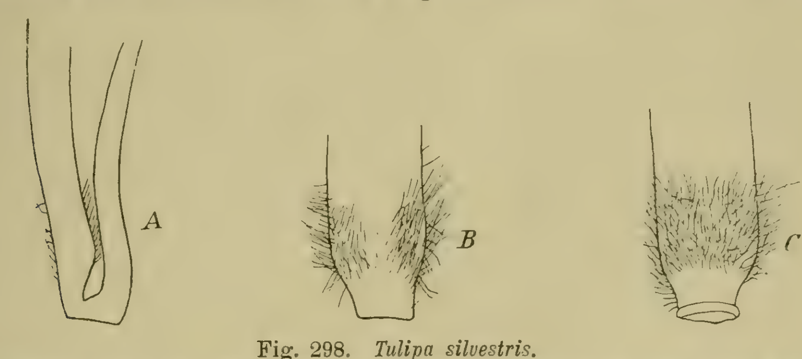


Fig. 298. *Tulipa silvestris.*
A Längsschnitt durch die Mitte der Basis eines Staubfadens (links) und des davor stehenden Perigonblattes. B Basis des Staubfadens von innen, C von außen. 6 : 1. (Orig. K.)

Eingehender wurde die Struktur des Pistilles durch Snow (181) untersucht für *T. Gesneriana.* Hier ist der prismatische Fruchtknoten 20—25 mm lang, durch die ganze Länge jedes Faches erstreckt sich längs der Mitte des Karpelles eine Rinne, die jederseits von langen, horizontal zwischen den 2 Reihen der Samenanlagen hervorstehenden Haaren eingefaßt ist; die Zellen, welche diese Rinnen begrenzen, bestehen aus 8 Reihen. Die 3 Teile der Narbe sind zurückgekrümmt, die 3 Vertiefungen zwischen den Karpellrändern der Narbe leiten zu einem 3strahligen Kanal, der sich bis zu den Fruchtknotenfächern erstreckt. Das leitende Gewebe der Narbe besteht aus linearen oder keuligen Papillen, deren längste 480—500 μ messen; sie sind cuticularisiert, die Cuticula wird stellenweise blasig abgehoben. Der Kanal zwischen Narbenoberfläche und Fruchtknotenfächern ist mit einem leitenden Gewebe von zweierlei Zellen ausgekleidet; die einen sind lange, gewöhnlich 2zellige Papillen, die andern nur etwa halb so lang und zwischen jenen zerstreut. In den Fruchtknotenfächern wird mit Ausnahme einer kleinen Partie die ganze Oberfläche von leitendem Gewebe eingenommen. Die Mikropylenenden der Samenanlagen füllen den Raum zwischen Funiculus und Scheidewand ganz aus, sodaß die Pollenschläuche gewöhnlich ihren Weg längs der Placenten zwischen den 2 Reihen von Samenanlagen nehmen und zwischen diesen zu den Mikropylen wachsen.

Der Bestäubungseinrichtung nach scheinen die stark nach Honig duftenden Blüten, denen Septalnektarien fehlen und bei denen auch die Aushöhlung am Grunde der Filamente keine deutliche Absonderung erkennen läßt, nektarlose Pollenblumen zu sein. Doch wurde von verschiedenen Beobachtern (32, 95, 116) in der erwähnten Grube ein Nektartropfen wahrgenommen, der an dieser Stelle nach Kerner's (93)

Ansicht durch die dicht auf der Anschwellung sitzenden Haare, sowie durch ähnliche, welche die Basis der Perigonblätter am rechten und linken Rande bekleiden, gegen Raub durch unberufene Insekten geschützt wird. Unter Umständen unterbleibt aber diese Nektarausscheidung, und sowohl Loew (**118**) wie Knuth (**102**) haben sie an kultivierten Pflanzen in Berlin und Kiel nicht auffinden können; auch Kirchner hat sie (an Exemplaren des Hohenheimer botanischen Gartens) wiederholt vergeblich gesucht, und G. Bonnier (**11**, S. 143) erklärt ebenfalls die Tulpenblüten für Blumen ohne freien Nektar. Schon Kerner hatte bei seiner Schilderung der Blüteneinrichtung hervorgehoben, daß die Besucher von *T. silvestris*, die etwa den von der Staubblattbasis abgesonderten Nektar gewinnen wollen, dabei ihren Rüssel unter den deckenden Haarschopf einzwängen und auch das ganze Staubblatt emporheben müssen; bei mehrfacher Beobachtung der Insektenbesuche an Blüten, die sich in heißer Sonne voll geöffnet hatten, konnte Loew von diesem an sich wenig wahrscheinlichen Verfahren niemals etwas bemerken; die reichlich die Blüten besuchenden weiblichen Bienen, kleine Arten von *Anthrena* und *Halictus*, flogen stets auf der klebrigen, in der Sonne glänzenden Narbe an, krochen von hier aus in den Blütengrund und von dort an den Filamenten aufwärts, um Pollen zu sammeln; in einzelnen Fällen führten sie versuchsweise den Rüssel am Grunde des Fruchtknotens ein, ließen jedoch die eigentliche Nektarstelle vollkommen unbeachtet. Auch einige Fliegenarten flogen auf der Narbe an und leckten die dort befindlichen Tröpfchen auf. Delpino (**32**, II, 2. S. 318) beobachtete *Empis*-Arten, die nach den Nektarien suchten, aber nach seiner eignen Ansicht als legitime Bestäuber nicht in Betracht kommen. Kirchner bemerkte (Botan. Garten in Hohenheim, 3. 5. 1900) an den Blumen einige Honigbienen, die aber nichts zu finden schienen und die Blüten bald wieder verließen. Die angeführten Beobachtungen führen in ihrem Zusammenhang zu der Anschauung, daß die Blüten von *T. silvestris* auf einer eigentümlichen Zwischenstufe zwischen Nektarblumen und Pollenblumen stehen; Einrichtungen zur Absonderung freien Nektars fehlen ihnen zwar nicht, treten aber nur unregelmäßig in Funktion und scheinen in Rückbildung begriffen zu sein. Möglicherweise verhalten sich die Blumen in südlicherem Klima anders als bei uns. In den um Mittag weit geöffneten Blüten stehen die Staubblätter schief-aufrecht nach außen, sodaß die Antheren 5—7 mm von der Narbe entfernt sind; sie sind auf der Spitze der festen fleischigen Filamente drehbar, stehen mit ihren Breitseiten einander zugewendet und mit den Schmalseiten gegen den Fruchtknoten und gegen die Perigonblätter gerichtet. Durch kleine Bienenarten wird regelmäßig Fremdbestäubung vollzogen, sobald sie von den Antheren einer andern Blüte aus auf die Narbe anfliegen. Spontane Autogamie tritt immer infolge des Schließens der Blüten ein. Dabei findet eine doppelte Bewegung statt (Fig. 299), indem sich die Perigonblätter heben und jedes Blatt sich tiefer aushöhlt und mehr einrollt. Das obere Blatt des inneren Kreises hüllt nun fast das ganze Gynäceum und Andröceum ein und das nächstfolgende Perigonblatt umwickelt das erste; hierdurch werden die Antheren, die sich dabei so drehen, daß sie ihre Breitseiten nach innen und außen wenden, mit ihren Spitzen gegen die Narben gedrückt. Da sich die geschlossene Blüte gleichzeitig nach abwärts neigt, kommen die Narben auch in die Fallinie des Pollens der über ihnen befindlichen Antheren zu stehen, und ein Teil des ausfallenden Pollens sammelt sich in der Spitze der geschlossenen Blüte, wo er am Herausfallen durch die etwas kapuzenförmig gestaltete Spitze der Perigonblätter gehindert wird. Beim Aufrichten der Blume am nächsten Morgen gleitet dieser Pollen wieder in den Blütengrund, wo er von Insekten abgeholt werden kann. — Dichogamie wurde bei *T. silvestris* bisher nicht beobachtet; *T. Gesneriana* bezeichnet A. Ernst (51) als ausgeprägt protandrisch. (**32**, **93**, **95**, **102**, **118**, Kerner Manuskr.).

Die Blüten von *T. australis*, die von Kirchner an Exemplaren aus dem Wallis untersucht wurden, unterscheiden sich von denen von *T. silvestris* hauptsächlich

durch stärkere Zusammenziehung des Perigongrundes: die goldgelben, außen rötlich überlaufenen Perigonblätter sind auf einer Strecke von ca. 7 mm grade aufwärts gerichtet und biegen sich dann erst nach außen um. Außerdem haben die Blüten kleinere Dimensionen. Die Staubblätter stehen aufrecht um das etwa 17 mm lange Pistill herum, sind an der Basis wie bei *T. silvestris* verbreitert und an der Außen-

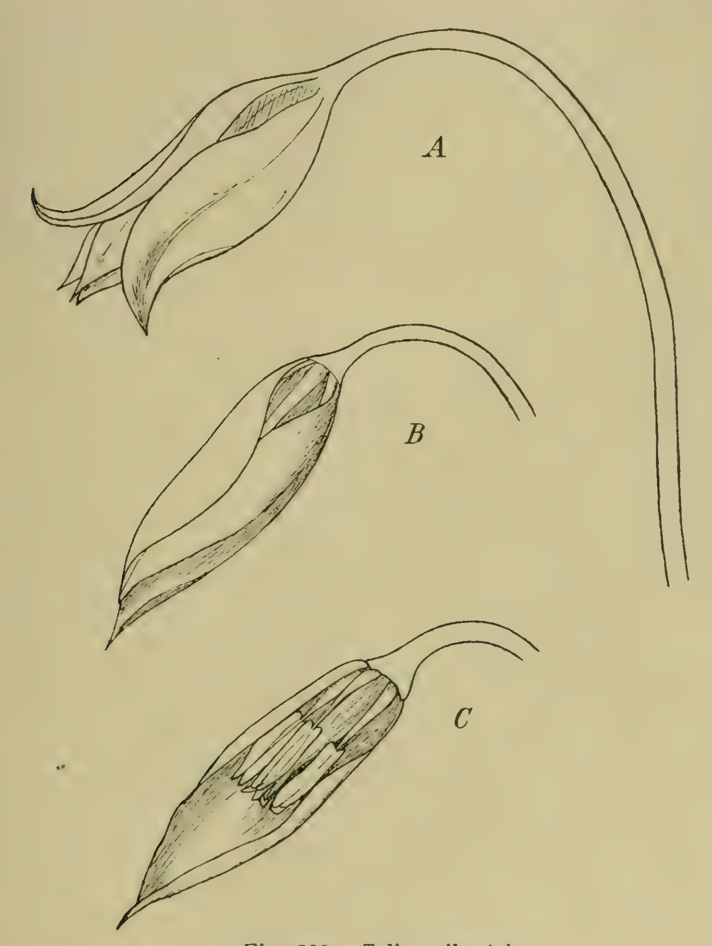


Fig. 299. *Tulipa silvestris.*
A Blüte, die sich Abends geschlossen hat und stark nickend geworden ist. B Dieselbe nach Entfernung der 3 Blätter des äußeren und des obersten des inneren Perigonkreises. C Auch das 5. Perigonblatt entfernt; man sieht die Staubblätter und den Stempel vom Perigonblatt umhüllt, die Antheren der Narbe anliegend. 1:1. (Orig. nach Kerner Manuskr.)

seite behaart. Die Länge der äußeren Filamente betrug 12, die der inneren 17 mm, die der Antheren 7 mm. Freie Nektarabsonderung war nicht zu bemerken.

Über die Folgen autogenetischer Fremdbestäubung sowie über größere oder geringere Fruchtbarkeit bei Autogamie und Xenogamie fehlen für *T. silvestris* leider Untersuchungen. *T. Gesneriana* setzt (51) der Selbstbestäubung großen Widerstand entgegen und entwickelt auch bei Fremdbestäubung häufig nur taube Samen, während die Karpelle zu scheinbar vollkommener Reife gelangen (Parthenokarpie).

Die reife Frucht von *T. silvestris* (Fig. 300) bildet im erwachsenen Zustande eine aufrechte verlängert-eiförmige, 3kantige, oberwärts verschmälerte Kapsel von ca. 3 cm Länge und 1,5 cm Breite; oben trägt sie die vertrockneten Narbenreste. Sie öffnet sich fachspaltig mit 3 Klappen, an deren Innenrändern jederseits eine Reihe von weißlichen Fasern sichtbar ist. An der Außenseite werden die Klappen von einem starken Mediannerven durchzogen, von dem jederseits eine Anzahl wagerechter anastomosierender Seitennerven ausgeht. Die gelbbräunlichen Samen liegen in den Fächern wie Geldrollen übereinander geschichtet, sind von scheibenförmiger Gestalt und enthalten im Nährgewebe einen etwa 3 mm langen stärkefreien, schwach gekrümmten Embryo mit walzenförmigem Hypokotyl und verbreitertem Kotyledon. Die Aussäung erfolgt vermutlich durch Ausschütteln der reifen Kapseln auf anemochorem Wege. Die Frucht von *T. australis* ist kugelig-verkehrteiförmig, ungefähr so lang wie dick.

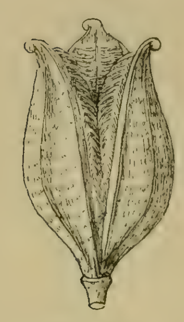


Fig. 300. *Tulipa silvestris.* Aufgesprungene Kapsel; 1:1. (Nach Reichenbach.)

72. Tulipa oculus solis St. Am. 73. T. Clusiana Vent.

Diese Gruppe von *Tulipa* enthält nur Alttulpen, und nur *T. Clusiana* kommt als Bürger unseres Florenbezirkes (bei Mori in Südtirol) eigentlich in Betracht, da das Vorkommen von *T. oculus solis* in Südtirol (bei Rovereto) zweifelhaft ist. Die hierher gehörigen Arten besitzen die wollige Behaarung auf der Innenseite der Zwiebelhüllen und im Gegensatz zur vorigen Gruppe durchaus kahle Staubfäden ohne Aushöhlung an der Außenseite. Das Perigon zeichnet sich durch Größe und lebhafte Färbung aus; an der Basis der Perigonblätter findet sich regelmäßig ein ausgedehnter dunkler, am Rande oft ausgezackter Farbenfleck; sehr ausgeprägt sind auch die hellen Mittelstreifen der innern Perigonblätter. Die Pollenkörner haben im trocknen Zustand keine bestimmte Form; ihre Haut zeigt 3 parallele, in gleichen Abständen um das Korn verteilte Falten und 3, ausnahmsweise auch nur 2 an den Polen vereinigte, ganz unregelmäßig begrenzte Balken von dickerer Exine, die dazwischen liegenden verdünnten Teile sind regellos mit größeren oder kleineren Flecken gezeichnet. In dieser Struktur der Pollenkörner stimmen *T. oculus solis* und *T. Clusiana* mit *T. Gesneriana*, aber nicht mit *T. silvestris* überein.

Für die beiden oben genannten Arten wird Ausläuferbildung angegeben; *T. Clusiana* vermag (105) bis 12 cm lange Stolonen zu treiben. Ihre schmalen Blätter sind durch einen Wachsüberzug graugrün, die von *T. oculus solis* grasgrün und breiter. Bei letztgenannter Art zeigen die bis 8 cm langen zugespitzten Perigonblätter innen eine leuchtend ziegelrote, außen am Grunde grünliche Farbe; der bis 3 cm lange, schwarzblaue Basalfleck ist in 3 Spitzen ausgezogen und wird von einem gelben Saum begrenzt. Die Staubblätter haben schwarzpurpurne Filamente und gelbe Antheren mit normal ausgebildetem Pollen; die Narbe ist verhältnismäßig klein. Über die Bestäubungseinrichtung der Blüten von *T. oculus solis*, die man bei dem völligen Mangel an Nektar als Pollenblumen bezeichnen muß, ist nichts näheres bekannt; Mattei (116) vermutet Bestäubung durch *Hymenopteren* und pollenfressende Käfer. Die 4,5—5 cm lange Kapsel enthält undeutlich 3kantige, bis 8 mm lange braune Samen.

Von *T. Clusiana* fand Kirchner an der Riviera (Bordighera, La Mortola), wo die Pflanze im März und April blüht, das Perigon nur bei hellem und warmem Sonnenschein ausgebreitet und dabei die Antheren um etwa 5 mm von der Narbe entfernt; gewöhnlich bleiben die Blüten fast ganz geschlossen. Die 3 äußeren Perigonblätter

sind 6 cm lang, in der Mitte 18 mm breit, am Ende spitz, ihre Farbe ist auf der Innenseite weiß mit einem 13 mm hohen violetten Basalfleck, auf der Außenseite karminrot mit weißem Rande; die inneren sind 5 cm lang, in der Mitte 16—17 mm breit, am Ende stumpf, innen weiß mit 12 mm hohem violetten Basalfleck, außen weiß, nur am Grunde etwa bis zu 6 mm Höhe hell violett gefärbt. Die Staubblätter stehen aufrecht um das 11 mm hohe hellgrüne Pistill herum, sind aber auch in den geschlossenen Blüten von der kleinen Narbe entfernt. Die 10 mm langen Filamente sind schwarzviolett mit weißlicher Spitze, ihre schwarzen Antheren haben im aufgesprungenen Zustand eine Länge von 7 mm. Duft und Nektar war an den Blüten nicht wahrzunehmen. Die Kapsel erreicht eine Größe von etwa 2 cm, die Samen sind 3kantig, 4—5 mm lang.

74. Tulipa Didieri Jord.

Diese Art ist für unseren Florenbezirk der einzige Vertreter der Neutulpen. Ihr fast ausschließliches Wohngebiet liegt in Savoyen, wo sie auf Feldern und Abhängen bei St. Jean de Maurienne mehrfach vorkommt. In der Schweiz wächst sie in der warmen Rhoneebene dicht unterhalb Sitten auf Getreide- und Luzernefeldern (19, S. 104), gelangt dort aber nur selten zum Blühen. Die Blüte zeigt eine ähnliche Farbenzeichnung von rot, gelb und schwarz, wie *T. oculus solis*; die Perigonblätter sind oberseits leuchtend scharlachrot mit einem dunkel- bis schwarzblauen, gelb umrahmten, außen etwas gezähnten Basalfleck. Durch die scharfe Zuspitzung der Perigonteile und die innenseits kahlen oder nur an Spitze und Basis etwas behaarten Zwiebelhäute läßt sie sich unschwer von den Arten der vorigen Gruppe unterscheiden. Die dunkelpurpurnen Staubblätter entwickeln stark abortierten Pollen; die gelben Narben sind doppelt so breit als der Fruchtknoten.

Die Bestäubungseinrichtung wurde von Kerner (Manuskr.) beobachtet und dabei die ausgeprägte Protandrie der Blüten festgestellt. Gleichzeitig mit dem erstmaligen Aufgehen der Blume öffnen sich die Antheren, wobei sie sich dicht mit grauem Pollen bedecken und etwas zusammenschrumpfen; sie erreichen mit ihrer Spitze nicht ganz die Höhe der Narbe und kommen mit ihr nicht in Berührung. Zudem legt sich die Narbe erst 3—4 Tage später auseinander und wird empfängnisfähig, wenn die Antheren fast ganz vertrocknet und geschrumpft sind. In der Blüte, die sich im Sonnenschein weit öffnet, können während des männlichen Zustandes die Besucher, die meist das Pistill als Anflugstelle benützen, aber auch auf den Perigonblättern in den Blütengrund vordringen, nur Pollen abstreifen, um alte Blüten damit zu bestäuben; sie behaften sich entweder an den Antheren damit oder im Blütengrunde, wohin viel Pollen herabfällt. Auch beim Schließen der Blüten findet keine Autogamie statt, die Schließbewegung kann hier also nur die Bedeutung des Pollenschutzes haben, da auch kein Nektar in den Blüten abgesondert wird. Mattei (116, S. 26) betrachtet *T. Didieri* und verwandte Arten, die sich durch unangenehmen Geruch und durch schwächer entwickelten Öffnungsmechanismus, sowie grellrote Farben mit schwarzen Basalflecken auszeichnen, als kantharophil, da sie in Italien häufig von kleineren pollenfressenden *Cetoniden*, wie besonders *Cetonia tincta*, besucht werden. Die Käfer finden sich so häufig in den Blumen ein, daß die Tulpenzüchter besondere Schutzmaßregeln gegen sie durch Überspannung der Kulturen mit Leinwandstreifen anzuwenden pflegen. Auch im Berliner bot. Garten trat (116, II. S. 149) *Cetonia aurata* an den Blumen von *T. Didieri* als Pollenräuber auf, daneben aber auch eine dicht mit Pollen eingepuderte, im Blütengrund eingeschlossene, kleine *Apide* (*Halictus cylindricus*).

Die 3—3,5 cm lange Kapsel enthält 7 mm lange, undeutlich 3kantige Samen.

17. Gattung. **Erythronium L.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

75. Erythronium dens canis L. Hundszahn.

In Europa lebt nur diese Art als einzige Vertreterin der in Nordamerika reicher entwickelten Gattung, die von den nahe verwandten Tulpen besonders durch ihre Blütenmerkmale abweicht. Die Blüte erinnert durch ihre hängende Stellung und die zurückgeschlagenen Perigonblätter, aus denen die Bestäubungsorgane in Form einer abwärts gerichteten Pyramide hervorragen, einigermaßen an die Gattung *Cyclaminus* und auch an einige *Lilium*-Arten. In den vegetativen Teilen verleihen die meist kettenförmig aneinander gereihten Zwiebelreste und die beiden aus der jungen Zwiebel hervorgehenden, durch braune Fleckung ausgezeichneten Stengelblätter der Gattung ein eigenartiges Gepräge.

E. dens canis ist ein Gebirgsbewohner mit ausgedehntem Verbreitungsbezirk, der sich vom atlantischen Meere — in der Sierra do Gerez im nördlichen Portugal (198, S. 322) — quer durch ganz Eurasien bis nach Japan und den Küsten des stillen Ozeans erstreckt und einen großen Teil der Gebirge Spaniens, Süd- und Mittel-Frankreichs, Ober- und Mittelitaliens, der Balkanhalbinsel (südlich bis Thracien), sowie des Kaukasus und des altaischen Sibirien einschließt. In Mitteleuropa folgt die Verbreitungsgrenze ungefähr dem Südfusse der Alpen vom Col di Tenda bis Steiermark und Krain, mit weiterer Ausstrahlung in die illyrischen Länder, das südöstliche Ungarn und Siebenbürgen. Der nordöstlich am weitesten vorgeschobene Punkt der Verbreitung liegt in Böhmen, wo *E. dens canis* bei Karlsbad zwischen Petschau und Gabhorn, sowie in Eichenniederwäldern bei Davle an der Sazava auftritt. Ein Vorkommen bei Purkersdorf in Niederösterreich scheint auf Verschleppung zu beruhen. Vielfach bevorzugt die Pflanze die untere warme Bergregion, so im Rhonetal bei Fort l'Ecluse und am Fuß des Salève bei Genf (**19**, S. 404); sie vermag aber auch in subalpine und alpine Höhen aufzusteigen und wächst im Kaukasus noch bei 2000—2300 m (139, S. 262, 334, 382). Sonstige Höhengrenzen liegen z. B. am Monte Baldo bei 1700 m, in Portugal bei 1430 m, in Dalmatien bei 1300 m und in Südtirol bei 700 m. Als Bodenunterlage bevorzugt unsere Art mit Sand-, Kalk- oder Schieferfragmenten durchsetzte Humusschichten in Wäldern oder Gebüschen, doch ist sie keine eigentliche Schattenpflanze, da während ihrer frühen Blütezeit das Baumlaub noch wenig entwickelt zu sein pflegt. Bei Laibach wächst sie auf einem Boden, den ein mit Quarzteilen vermischter Tonschiefer der Karbonformation bildet, und der von *Vaccinium myrtillus, Genista pilosa, G. tinctoria, Calluna vulgaris, Erica carnea, Molinia* etc., also einer Art von Heidefazies, überzogen wird [1]). In der Auvergne hält sich die Pflanze immer an die Ebene und die untere Bergregion bis 215 m und bevorzugt lockern Silikatboden [2]). Ihr Fernbleiben von ganz Nordeuropa und einem großen Teil von Mitteleuropa scheint durch ein höheres Wärmebedürfnis bedingt zu sein.

Keimung (Fig. 301). Die gelbbraunen Samen enthalten in ihrem Nährgewebe einen sehr kleinen kugeligen, am Wurzelende etwas zugespitzten Embryo (Fig. 301, 2), der bei der Keimung mit dem einen, schwach bogenförmig nach abwärts gekrümmten Ende hervortritt, während der zum Aufsaugen des Endosperms bestimmte obere Schenkel zunächst im Samen stecken bleibt und später die Samenschale meist schon im Boden abstreift. Das fadenförmige Keimblatt hat einen elliptischen, etwas zusammengedrückten Querschnitt und wird von 3 (selten 4) Gefäßbündeln durchzogen. Die Mündung der Keimblattscheide liegt tief unten dicht über der Grenze

[1]) A. P. Winter in Österr. Botan. Zeitschr. 1897. S. 331—335.

[2]) T. Puel in Bull. Soc. Bot. de France. Bd. 8, 1861. S. 133.

zwischen dem Hypokotyl und der kegelförmigen Hauptwurzel (Fig. 301, 3, 4). Die Stammknospe zeigt ein mit dem Keimblatt alternierendes Niederblatt, das sich später als fleischiges erstes Speicherblatt ausbildet. In völlig gestrecktem Zustande stellt die junge Keimpflanze (Fig. 301, 5) einen langen dünnen Faden dar, der nur in der Gegend

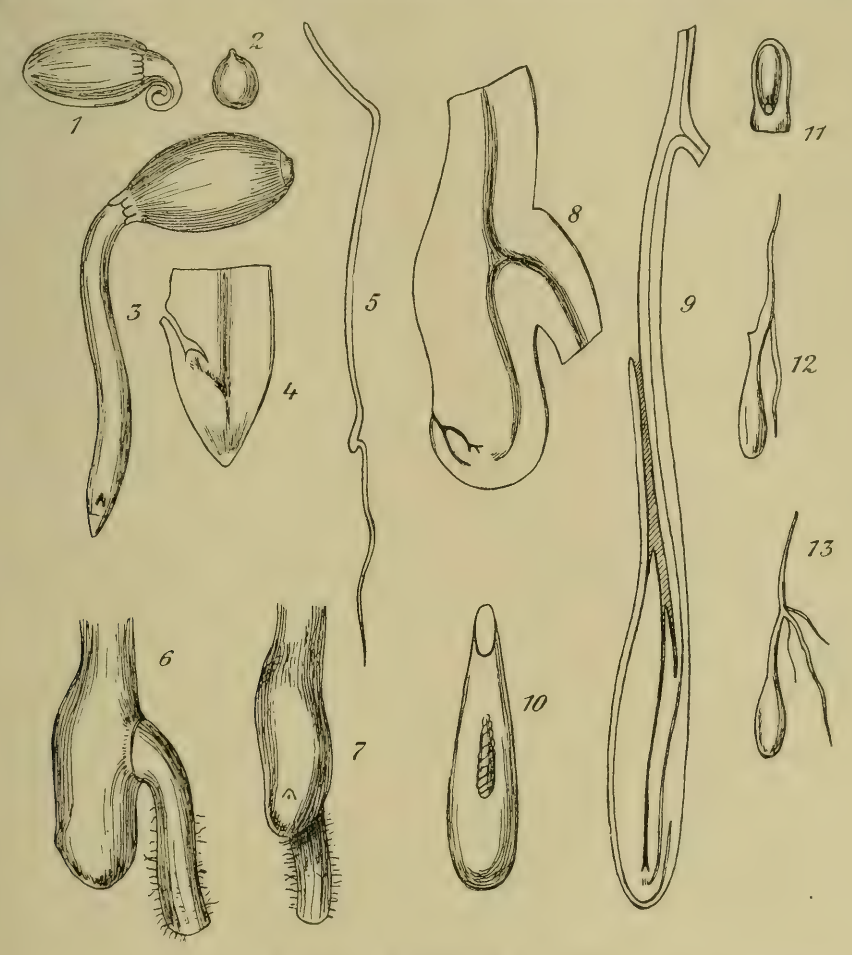


Fig. 301. *Erythronium dens canis.*
1 Samen, 3 : 1. 2 Embryo aus dem reifen Samen, 12 : 1. 3 Junge Keimpflanze, 4 : 1. 4 Längsschnitt durch die Basis des Keimblattes mit Knöspchen und Hauptwurzel, 12 : 1. 5 Keimpflanze zu Anfang Mai, 1 : 1. 6 Deren Basis von der Seite des Keimblattes, 9 : 1. 7 Dieselbe von der Scheidenfläche des Keimblattes, 9 : 1. 8 Dieselbe im Längsschnitt mit dem Knöspchen, 14 : 1. 9 Längsschnitt durch die Basis einer Keimpflanze, deren Keimblatt abzusterben anfing, 4 : 1. 10 Nährblatt aus 9, isoliert, 4 : 1. 11 Knöspchen aus dem Scheidengrunde von 9, das junge Laubblatt für das nächste Frühjahr mit seiner Scheide ein Nährblatt umschließend, ca. 30 : 1. 12 Keimpflanze zu Anfang Juni, vom Keimblatt nur der fadenförmige Grund gezeichnet, 1 : 1. 13 Keimpflanze mit völlig reifer Zwiebel zu Anfang Juli, 1 : 1. (Nach Irmisch.)

der Keimblattscheide eine Anschwellung zeigt. Soweit das Keimblatt über der Erde liegt, wird es grün und assimiliert. Außer der mit Papillen besetzten Hauptwurzel können sich 1—2 Nebenwurzeln aus dem Hypokotyl entwickeln. Wie bei *Tulipa*

silvestris verlängert sich bei der Weiterentwicklung die anschwellende Stammknospe unter Beteiligung der Keimblattscheide zu einem spornartigen hohlen Ausläufer, und die in dessen Spitze verschobene Stammknospe bildet sich am Ende der ersten Vegetationsperiode (Ende Mai oder Anfang Juni) zur Primärzwiebel um (Fig. 301, 9-11). Das bis dahin assimilierende Keimblatt und die nach unten zu verlängerte Keimachse sterben ab; nur ein hautartiger Scheidenrest bleibt als Hülle für die in den Ruhestand eintretende Zwiebel übrig. Der bei *Tulipa* am Grunde der jungen Zwiebel entstehende kantige Vorsprung fehlt hier, und die Scheidenmündung des Keimblattes liegt noch tiefer als bei der Tulpe. Von der ursprünglichen Scheidenmündung (Fig. 301, 9) führt auch hier ein enger, langer Kanal abwärts, in dessen Grund am Ende der ersten Vegetationsperiode der Stammscheitel mit der Anlage eines Laubblattes und eines Niederblattes erkennbar ist. Die Primärzwiebel hängt nur mit einer schmalen, länglichen Leiste, die von früheren Gefäßresten gebildet wird und der Insertionslinie des Keimblattes an der Achse entspricht, mit letzterer zusammen. Ebenso zeigt auch das fleischige Niederblatt nur eine schmale, vertikal gestellte Insertionslinie (88, IV).

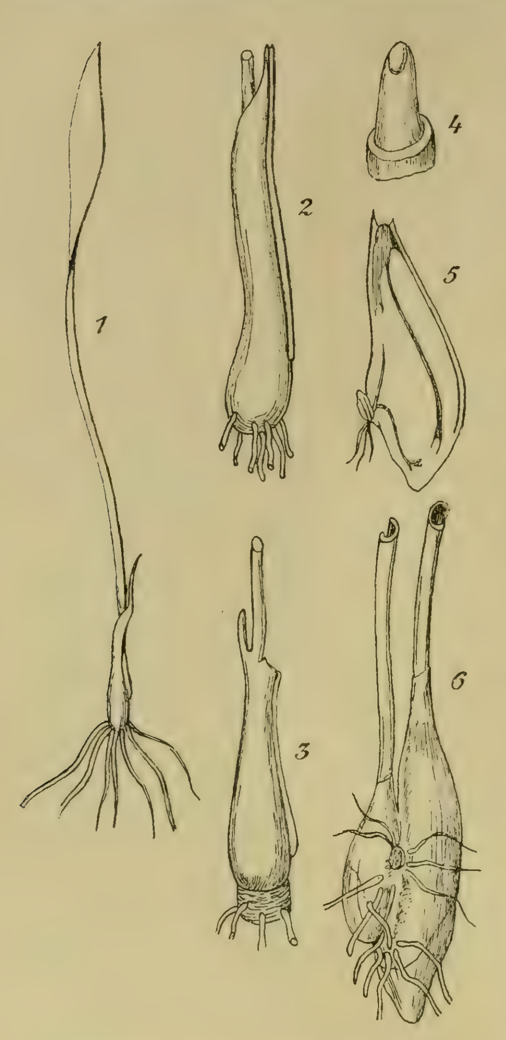


Fig. 302. *Erythronium dens canis.* 1 Zweijährige Keimpflanze Mitte März; 1:1. 2 Zwiebel derselben Pflanze; 3:1. 3 Dieselbe nach Entfernung des Keimblattes, so daß das Nährblatt zum Vorschein kommt; 3:1. 4 Nährblatt aus der Zwiebel nach Abtrennung der Scheide des Laubblattes; 6:1. 5 Zwiebel einer mehrjährigen Pflanze im Längsschnitt, zu äußerst ein abgestorbenes Laubblatt mit einem Knöspchen in seiner Achsel, darauf folgend das Nährblatt mit der Endknospe in seinem Scheidengrunde; 2:1. 6 Exemplar mit 2 Zwiebeln; 1:1. (Nach Irmisch.)

Erstarkungszustände (Fig. 302). In der 2. Vegetationsperiode (Mitte März) ist die Primärzwiebel bereits durch einige fadenförmige Nebenwurzeln im Boden befestigt; aus der Mündung ihres Speicherblattes wächst dann ein langgestieltes, lanzettliches Laubblatt hervor (Fig. 302, 1). An der Zwiebel selbst ist in diesem Zustande außen noch die schon erwähnte, von Gefäßbündelresten herrührende Längsleiste der Keimblattinsertion (Fig. 302, 2) vorhanden. Entfernt man die Keimblattscheiden (wie in Fig. 302, 3), so wird das darunter liegende Speicherblatt mit einer ähnlichen Leiste sichtbar. Die Scheide des Laubblattes birgt in ihrem röhrenförmigen Grunde wiederum ein neues Niederblatt (Fig. 302, 4), das sich zum Speicherorgan des nächsten

Jahrganges entwickelt. Dieselben Bildungen wiederholen sich in den nächstfolgenden Jahren, indem immer nur je 1 Laubblatt und 1 Niederblatt erzeugt werden. Später erhöht sich allmählich die Zahl der Niederblätter auf 2, 3 oder auch 4, wobei dann auch das zugehörige basiläre, mit seiner Scheide stets dicht über der Zwiebel befindliche Laubblatt größer und breiter wird.

Schon während dieser Erstarkungsstadien kann bisweilen in der Achsel des Laubblattes eine Vermehrungsknospe (Fig. 302, 5) angelegt werden. Indem diese Knospe, die gleichfalls mit 1—2 Niederblättern und einer Laubblattanlage ausgestattet ist, gleich der Endknospe sich zu einer Zwiebel ausbildet, sind dann an der gemeinsamen, zeitweilig sich frisch erhaltenden Grundachse 2 Zwiebeln dicht übereinander vorhanden (Fig. 302, 6); diese bewurzeln sich selbständig und werden später durch Verwesung des gemeinsamen Achsenstückes voneinander getrennt.

Wuchsverhältnisse der erwachsenen Pflanze (Fig. 303). Zur Erreichung der Blühreife ist bei *E. dens canis* wie bei der Tulpe eine längere Reihe von Jahren erforderlich; zuletzt wird kein der Grundachse angehöriges Laubblatt mehr gebildet, sondern die Endknospe wächst zu einem Blütenstengel aus, der unterhalb der Blüte 2, selten 3 Laubblätter trägt. Damit geht dann auch der rein monopodiale Aufbau der Erstarkungsperiode in einen sympodialen über: die in der Achsel des obersten Niederblattes angelegte Seitenknospe übernimmt nun die Verjüngung des Sproßsystems. Die Entwicklungsdauer des einzelnen Blütensprosses ist eine zweijährige; erst im zweiten Jahre beginnt eine stärkere Ausgliederung der bis dahin sehr kleinen Sproßanlage.

Im einzelnen wird der Aufbau der erwachsenen Pflanze dadurch verwickelter, daß 1. die Grundachsenteile mehrerer aufeinander folgenden Jahrgänge kettenartig miteinander verbunden bleiben (Fig. 303, 1, 7, 8); 2. jedes neu zutretende Glied der Kette mit seiner niederblattragenden Achse tiefer als das vorhergehende hinabwächst, und dadurch die Insertionen der Niederblätter eine starke Verschiebung erleiden; 3. außer der normalen Verjüngungsknospe auch noch 1 bis mehrere Vermehrungsknospen in den Achseln tieferer Niederblätter angelegt werden, und diese Knospen sich mehr oder weniger unregelmäßig zu Nebenzwiebeln entwickeln.

Im März, wenn die beiden Laubblätter des blühbaren Stengels eben über den Boden treten (Fig. 303, 1), steht der Blütenstengel an seinem Grunde mit einem etwa flaschenförmigen Zwiebelkörper in Verbindung, dessen gelbe oder dunkelbraune Hülle an der Spitze den Rest des vorjährigen Blütenstengels trägt; am Grunde der Zwiebel sitzt ein Büschel von älteren Adventivwurzeln, und an ihrer Seite befinden sich mehrere kurze rundliche oder längliche Reste von Grundachsen früherer Jahrgänge. Unter der Hülle wird der Körper der diesjährigen Zwiebel von fleischigen, teilweise miteinander verwachsenen Speicherblättern gebildet und ist mit dem Grunde des blühbaren Stengels verschmolzen (Fig. 303, 2). Diese eigentümliche Verschmelzung von Achse und Blatt ist ganz besonders bemerkenswert und morphologisch wohl durch den bei *Erythronium* sehr frühzeitig eintretenden abnormen Wachstumsvorgang zu erklären, der schon bei der Ausläuferbildung der Keimpflanze hervortritt; ökologisch hat diese Vereinigung noch die weitere Folge, daß der obere stielartige, die Blüte und Frucht tragende Teil dieses Doppelorganes abstirbt, während der untere, blattartige Teil erst als fleischiges Nährblatt, später als entleerte Hülle der nächsten jungen Zwiebel noch längere Zeit erhalten bleibt. Der blühbare Stengel hängt außerdem an seiner untersten Basis mit dem Grundachsenrest der vorjährigen Zwiebel (Fig. 303, 3, 4) zusammen; dieser Rest sitzt in scheibenförmiger Gestalt dem unteren Zwiebelkörper seitlich an und trägt abgestorbene Wurzelfasern. Ein Längsschnitt der frischen Zwiebel (Fig. 303, 4) zeigt 4—5 in alternierender Stellung aufeinander folgende Niederblätter, von denen das äußerste an der Zwiebelspitze gewöhnlich eine dünne Haut bildet und dem häutigen Vorblatt der Tulpenzwiebel entspricht. Die Verjüngungsknospe, aus der die Ersatzzwiebel

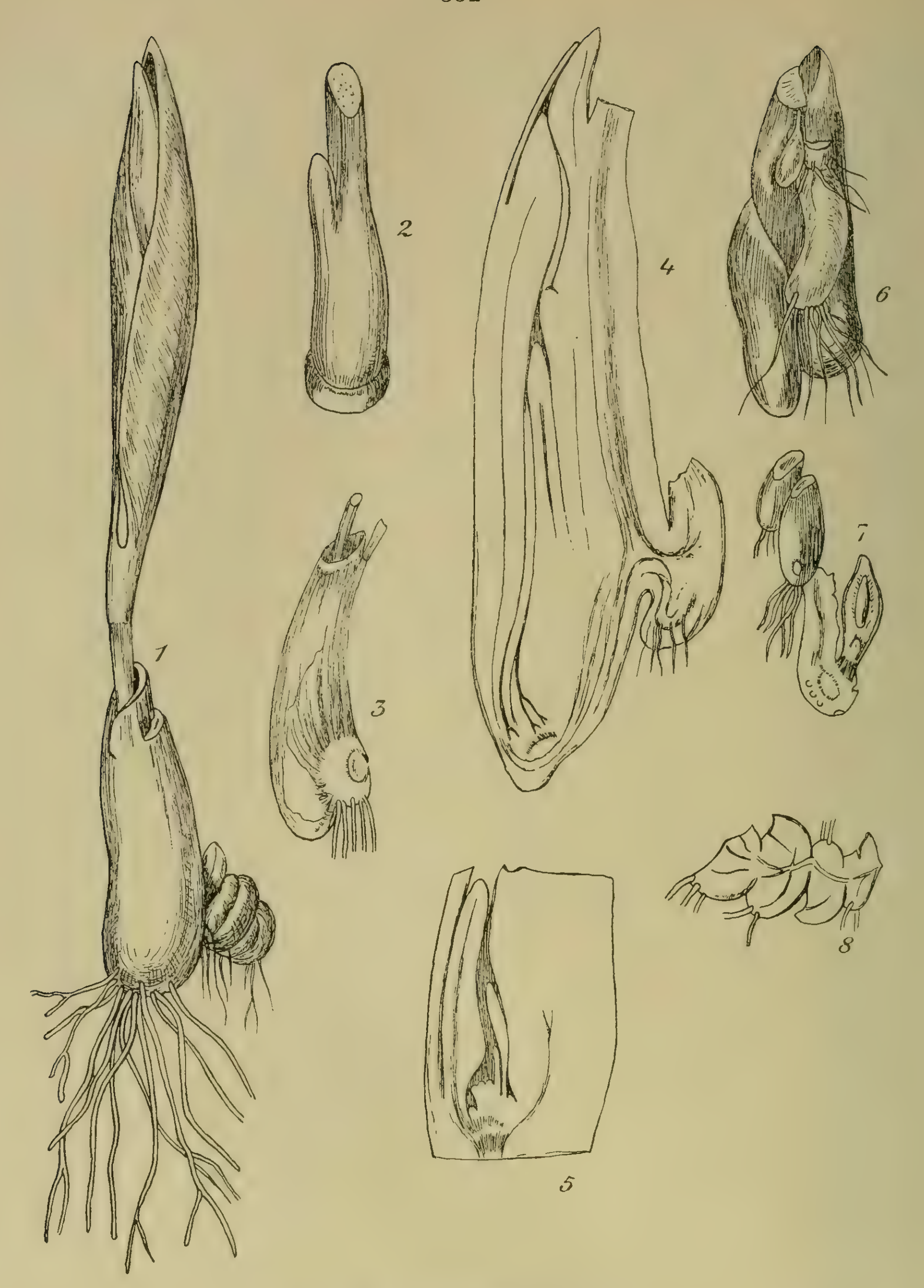


Fig. 303. *Erythronium dens canis.*

1 Blühreifes Exemplar Anfangs März, die Laubblätter umschließen noch die Blüte; 1:1. 2 Hauptknospe mit dem Grunde des Blütenstengels, mit dem sie verschmolzen ist; 3:1. 3 Zwiebel zur Zeit der Fruchtreife; oben rechts die Basis des vorjährigen, links die des diesjährigen Blütenstengels; 1:1. 4 Etwas schematischer Längsschnitt durch eine mit 4 Niederblättern besetzte Zwiebel; 2:1. 5 Längsschnitt durch das innerste vierte Niederblatt einer solchen Zwiebel und die angrenzenden Teile; 4:1. 6 Zwiebel zu Anfang Juli, von der Rückseite der Grundachsenreste; 1:1. 7 Der nächstjährige Blütenstengel aus der Zwiebel herauspräpariert, in der stehen gebliebenen halbierten Grundachse einige Nebenwurzeln, am jungen Blütenstengel die Knospe, aus der die Hauptzwiebel wird; etwas vergr. 8 Reste der Grundachse von 4 Jahrgängen halbiert und etwas vergr. (Nach Irmisch.)

der folgenden Vegetationsperiode hervorgeht, befindet sich in der Achsel des innersten, also des 4. oder 5. Niederblattes, und zwar ist sie mit dem Stengelglied des untersten Laubblattes, d. h. mit dem Grunde des künftigen Blütenstengels, verschmolzen (Fig. 303, 5). Auch in den Achseln der übrigen Niederblätter können Vermehrungsknospen weiter unten auftreten.

Beim Hervortreten über die Erde im Frühjahr wird der junge Sproß dadurch geschützt, daß er aus der Öffnung des alten vorjährigen Speicherniederblattes hervortritt und das erste Laubblatt sowohl das zweite wie auch die Blütenknospe dütenförmig umschließt (5, S. 31). Während der Streckung des Lichtsprosses (Fig. 303, 1) wird die zugehörige Zwiebel allmählich ausgesogen, umgibt aber die Stengelbasis nebst der allmählich zur Ersatzzwiebel sich umgestaltenden Verjüngungsknospe meist noch bis zur Zeit der Fruchtreife. Zu dieser Zeit sind ihre Speicherblätter in dünne, etwas zähe, schmutzig weiße Häute verwandelt.

Bis zur Fruchtreife und der dann eintretenden Ruheperiode wächst die Ersatzzwiebel allmählich weiter heran, und die absterbende Zwiebel zersetzt sich mehr und mehr bis auf einen Rest der Grundachse Dieser Rest steht meist nicht genau auf der Rückseite des mit der neuen Zwiebel verschmolzenen und in dieser Verbindung sich frisch erhaltenden Basilarteils des Fruchtstengels, sondern mehr seitlich zu letzterem und zur neuen Zwiebel, sodaß es den Anschein hat, als stände der Fruchtstengel gar nicht mit jenem Grundachsenteil im Zusammenhange. Auf Längsschnitten erkennt man aber (Fig. 303, 4) aus dem Verlauf der Gefäßbündel die Zugehörigkeit des Blütenstengels zu dem Reste der Grundachse. Nach der Zeit der Fruchtreife findet man häufig neben der nun fast nackten Hauptzwiebel am Grunde des Blütenstengels noch eine zweite Zwiebel, die aus der Knospe in der Achsel des vorletzten Niederblattes hervorgegangen ist; außerdem ist oft noch eine dritte kleinere Zwiebel vorhanden, die aber dem nächstälteren Jahrgang der Grundachse angehört und der Knospe des vorletzten Niederblattes an der vorjährigen Zwiebel ihren Ursprung verdankt, sie steht daher mit dem älteren Grundachsenreste in Verbindung.

Die Neubewurzelung des jungen, im nächsten Frühjahr austreibenden Blütensprosses findet während des August oder September an dem zugehörigen Grundachsenteil statt.

Der kettenförmige Zusammenhang der Grundachsenreste, deren Ähnlichkeit mit den Backenzähnen eines Hundes der Pflanze den Namen gegeben hat (Fig. 303. 1,8), zeigt in der Regel nur an dem letztjährigen Rest im Innern noch frisches, mit Stärke erfülltes Gewebe, manchmal auch noch in 1 oder 2 älteren Stücken; auch die Wurzelreste bleiben mehr oder weniger lange erhalten. Die von einander abstammenden Sprosse fallen dabei immer in dieselbe Ebene. Nach Irmisch kann die Verkettung der Jahrgänge sowohl dem Wickel- als dem Schraubeltypus folgen. Die Richtung der Sproßketten ist vorwiegend absteigend, bisweilen horizontal, selten aufsteigend wobei die jüngere Zwiebel über der älteren steht. Dieses verschiedene Verhalten der Sproßketten (199) hängt wahrscheinlich mit dem Fehlen von Zugwurzeln bei *Erythronium* zusammen und ermöglicht der Pflanze nicht nur ein Absteigen in tieferes, sondern auch ein Hinaufsteigen in höheres Niveau, sobald ein solches nach den veränderten Standortsbedingungen erforderlich wird.

Mit der Auflösung der Mutterzwiebel geht gewöhnlich auch die in der Achsel des äußersten Niederblattes hoch oben angelegte Knospe zu grunde; gleiches geschieht mit den etwa vorhandenen Achselknospen des 2. und 3. Niederblattes. Ausnahmsweise können sich aber auch diese Knospen weiter entwickeln; sie treiben dann einige in das Gewebe der Mutterzwiebel eindringende Adventivwurzeln und wachsen nach dem Absterben jener zu neuen Pflanzen aus. Die Knospe in der Achsel des 4., meist vorletzten, Niederblattes bleibt regelmäßig mit dem stehen bleibenden Reste der zugehörigen Grundachse in Verbindung und erscheint dann als

kleiner Seitenanhang neben der stärker entwickelten Hauptzwiebel. Dies ist der bei wild wachsenden Pflanzen gewöhnlich eintretende Fall. Bei Kulturexemplaren fand Irmisch dagegen häufig die erwähnte Nebenzwiebel und die Hauptzwiebel gleichzeitig blühreif, also 2 blühende Zwiebeln an demselben Grundachsenrest nebeneinander; in anderen Fällen entwickeln die beiden Zwiebeln zwar nicht gleichzeitig einen Blütensproß, dafür bildet aber die Nebenzwiebel 4—5 Speicherblätter und außerdem noch ein grundständiges Laubblatt aus. Auch bei wild wachsenden Pflanzen scheint bisweilen ein einzelnes grundständiges Laubblatt neben dem gewöhnlichen 2blätterigen Blütensprosse aufzutreten (vgl. 199, S. 334). Eine solche nicht blühende Zwiebel verhält sich also ganz wie eine noch nicht blühreife Pflanze in der späteren Erstarkungsperiode und wächst durch ihre Terminalknospe weiter, kann sich aber gleichzeitig auch durch eine in der Laubblattachsel auftretende Seitenknospe vermehren. Diese sitzt dann der aus der Terminalknospe entwickelten Zwiebel als kleiner Seitenbuckel an und kann leicht übersehen werden. Nebenzwiebeln, die im Vergleich zu der Hauptzwiebel gleichen Alters in der Entwicklung zurückbleiben und zunächst weder Wurzeln noch einen Blütenstengel noch ein grundständiges Laubblatt treiben, vermögen dies in einer späteren Vegetationsperiode nachzuholen, sodaß dann — zumal bei kultivierten Exemplaren — 2 bis 5 Zwiebeln, die von den stehen gebliebenen Resten der Grundachse zusammengehalten werden, dicht nebeneinander zur Ausbildung gelangen.

Die Wachstumsvorgänge von *Erythronium* stimmen hinsichtlich ihrer Periodizität, abgesehen von unwesentlichen Verschiedenheiten in der Dauer und zeitlichen Lage der Einzelphasen, mit denen von *Tulipa* ganz überein; auch für die amerikanischen Arten gilt dies, ebenso wie für zahlreiche andere Zwiebelpflanzen überhaupt.

Die Stellungsverhältnisse der Nieder- und Laubblätter an den verschiedenen Teilen der stark gestauchten geophilen und der gestreckten photophilen Sprosse sind nach Irmisch (88) folgende (Fig. 304). Das erste und äußerste Niederblatt der Zwiebel steht mit seiner Mediane rechts oder links von der Abstammungsachse, d. h. dem Blütenstengel. Die folgenden Niederblätter alternieren miteinander, wenn auch diese Stellung infolge der oben erwähnten Wuchsverhältnisse nicht immer deutlich zu erkennen ist. Zumeist liegen die Insertionen der äußeren Blätter höher als die der inneren, und außerdem verlaufen die Insertionslinien ein und desselben Blattes nicht ringsum in gleicher Höhe, sondern beschreiben schief geneigte Kurven. In der Regel ist diejenige Seite eines Blattes, die der Abstammungsachse der Zwiebel zugewendet ist, die höher inserierte, doch kommen auch Ausnahmen von dieser Regel vor. Das erste, älteste Niederblatt der Zwiebel ist in seinem freien Teile hoch oben inseriert. Von dem zweiten Blatt liegen mindestens die Außenflächen sowohl der Rücken- als der Scheidenseite oben, wogegen die Innenfläche der Scheidenseite und noch mehr der Rückenseite tiefer in die Zwiebel hinabsteigt; die Basis der Innenfläche der Rückenseite liegt bisweilen noch höher als der Grundachsenrest der vorausgehenden Vegetationsperiode, manchmal aber auch tiefer. Von dem dritten Blatte liegt mindestens die Außenfläche seiner Rückseite noch hoch, während die der Scheidenseite und die Innenfläche des ganzen Blattes tiefer an der Zwiebel inseriert sind (Fig. 304, 3—5). Das vierte (Fig. 304, 5, 6) und das fünfte Blatt stehen tief unten; beide bleiben zuletzt weit niedriger als die äußeren Blätter und tragen daher auch weniger zur Bildung der Zwiebel bei (Fig. 303, 4 und 5). Die Laubblätter setzen die alternierende Stellung der Niederblätter auch am Lichtsproß fort. Das untere Laubblatt hat eine kurze, aber deutlich entwickelte Scheide, das zweite ist dicht über dem ersten inseriert und scheidenlos. Es umgibt die Peripherie des Blütenstengels nur ungefähr zur Hälfte oder höchstens zu zwei Dritteln. Die Laubblattränder der noch nicht blühreifen Pflanze sind in der Knospe deutlich eingerollt (Fig. 304, 7); weniger deutlich ist dies an den Laubblättern des Blüten-

stengels (Fig. 303, 1). Das erwachsene lanzettliche Blatt erreicht eine Länge von 8—9 cm bei 1—2 cm Breite; die Flächen werden von deutlich verzweigten Nerven durchzogen.

Innerer Bau der vegetativen Organe; Schutzmittel. Die Zwiebel von *Erythronium* besitzt keinerlei mechanisch feste Hüllen; zwar bilden die älteren ausgesogenen Nährblätter einen dunkelbraun gefärbten Mantel, allein dieser kommt als Schutzmittel gegen Bodendruck kaum in Betracht, da die Pflanze vorzugsweise in lockerem humosem Boden wächst. Die Speicherstoffe der Zwiebel bestehen aus Stärke, Zucker und Eiweißsubstanzen. Sie soll gegen 51 % Stärke, 9,5 % Glukose, 12 % Schleim und Dextrine, 5 % Proteinstoffe enthalten[1]), gilt in Sibirien zur Frühlingszeit als ausgezeichnetes Aphrodisiacum, wird gegen Würmer und Kolik angewendet und in Sibirien und Japan als Nahrungsmittel benutzt.

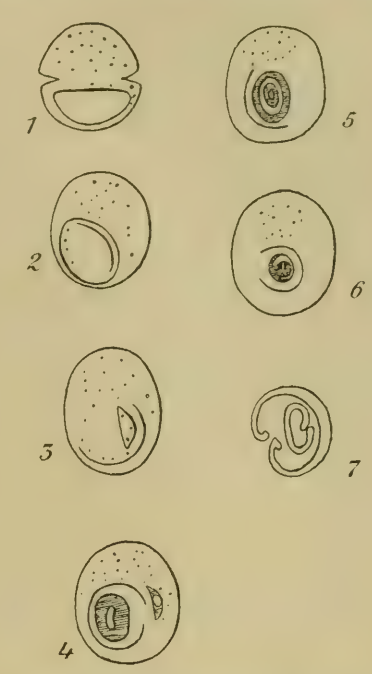


Fig. 304. *Erythronium dens canis.* Querschnitte durch eine blühbare Zwiebel im Juli, wenig vergr. Mit der Zwiebel ist der untere Teil des Blütenstengels vom letzten Frühjahr verschmolzen. 1 Schnitt von der Spitze mit der Spitze des obersten Blattes. 2 Etwas tiefer, auch das 2. Blatt getroffen. 3 Noch tiefer, Spitze des 3. Blattes durchschnitten, 1 und 2 auf der linken Seite schon ganz miteinander verschmolzen. 4 Wieder tiefer, Knospe in der Achsel von 1 und Spitze des Blattes 4 getroffen. 5 Tieferer Schnitt; vom 3. Blatt nur noch die Scheidenseite frei, das 4. Blatt in seinem röhrenförmigen Teil durchschnitten, umschließt die Spitze des ersten Laubblattes. 6 Etwas tiefer, das 4. Blatt in seiner Rückseite mit den übrigen Zwiebelteilen verschmolzen, die Spitze des zweiten Laubblattes getroffen. 7 Querschnitt durch die beiden Laubblätter, etwas tiefer genommen; ca. 10 : 1. (Nach Irmisch.)

Der Stengel besitzt (nach Fuchsig, a. a. O.) kein eigentliches mechanisches System, sondern dieses wird durch eine Partie kleiner und dünnwandiger Zellen ersetzt, die kollenchymatisch verdickt sind und sich zwischen Außen- und Innenrinde finden. Die unter der Epidermis liegende Außenrinde besteht aus interzellularenreichem Chlorophyllparenchym, dessen Zellsaft durch Anthocyan rot gefärbt ist; die Innenrinde zeigt weniger Interzellularen und chlorophyllose Zellen. Die Gefäßbündel verlaufen als stammeigene durch den ganzen Schaft, sind durch mehrfache Anastomosen miteinander verbunden und auf dem Querschnitt in mehreren Kreisen angeordnet; die äußeren sind durch einen Ring kleiner, nicht verholzter, hie und da etwas kollenchymatisch verdickter Zellen untereinander verbunden. In den von Loew untersuchten Blütenstengeln fanden sich nur 4 größere Gefäßbündel. Die Blätter sind isolateral gebaut und werden von einer Reihe abwechselnd großer und kleiner Gefäßbündel durchzogen; alle Parenchymzellen führen Chlorophyll, sind parallel zur Blattoberfläche gestreckt und verlaufen quer zur Längsrichtung des Blattes, die inneren sind chlorophyllärmer. Sehr auffallend ist die durch partielle Anthocyanbildung im Blattparenchym hervorge-

[1]) Archiv d. Pharmazie. Bd. 213, 1878. S. 7.

rufene purpurne oder rotbraune Fleckung der Laubblätter, die deshalb von Hansgirg (66, S. 420) dem Blattypus von *Cyclaminus* an die Seite gestellt werden. In der Regel zeigt sich die ungleiche Färbung nur auf der Blattoberseite, wobei die grünen Partien nicht selten nur einige Inseln bilden; die Blattunterseite erscheint fast gleichmäßig braunrot. Die Annahme von Kerner (95, I. S. 507), daß bei derartig rot gefleckten Blättern die Anthocyanbildung ein Schutzmittel gegen stärkere Temperaturerniedrigung darstellen soll, kann nicht als sicher begründet gelten. Die Seitenwände der Epidermiszellen sind gewellt; an der Oberseite fand Fuchsig 3—6, an der Unterseite 7—12 Spaltöffnungen im Gesichtsfeld bei 440facher Vergrößerung.

Die Blütezeit von *E. dens canis* wechselt je nach der Höhenlage und der geographischen Breite ziemlich beträchtlich. Für Kutais im Kaukasusgebiet wird (139, S. 437) als Termin der Anfang des Februar angegeben; Mitte Februar erfolgt das Aufblühen im Hügellande zwischen nördlichem und südlichem Karst in der Grafschaft Görz (104); in der Auvergne blüht die Pflanze nach Puel (a. a. O.) vom 10.—24. März; in der Umgebung von Laibach tritt die Hauptblühperiode Ende März bis Anfang April ein (199); in Berlin blühten kultivierte Exemplare in der zweiten Hälfte des April. Eine noch stärkere Verspätung des Blühtermines wurde [1]) auf dem Pic du Midi beobachtet, wo das Blühen erst am 2. Juni, ungefähr 2 Monate später als auf den niedrigen Bergen des Limousin, begann. Danach verträgt *Erythronium* eine Abänderung des Blühtermins um 5 Monate, ohne daß seine normale Entwicklung dadurch beeinträchtigt wird.

Wie andere Pflanzen mit frühzeitig sich entfaltenden Blüten, die der Gefahr von Nachtfrösten ausgesetzt sind, besitzt auch *Erythronium* ein gegen Licht- und Wärmeschwankungen empfindliches Perigon, das sich des Nachts und bei Regenwetter schließt und sich an warmen, sonnigen Tagen öffnet (62, S. 84 und 163; 63, S. 9 und 35). Die Blüte behält beim Öffnen ihre hängende Lage bei und schlägt die Perigonblätter dicht über dem Grunde so weit zurück, daß deren Rückseite den Stengel berührt und die Geschlechtsorgane in Form einer Pyramide ungeschützt hervortreten. Beim Schließen richten sich die Perigonblätter auf und legen sich mehr oder weniger dicht aneinander. Die aus herzförmigem Grunde entspringenden Perigonblätter sind lanzettlich, etwa 29—35 mm lang und 6—10 mm breit; ihre Farbe ist rosa oder hellpurpurn, selten ganz weiß. Die inneren Perigonblätter tragen dicht über ihrem Grunde eine eigenartige, auch durch weiße Farbe ausgezeichnete Ligularbildung in Form eines meist in 4 Lappen geteilten, bucklig vorspringenden Querkragens, der am Rande des Blattes jederseits in einen öhrchenartigen Fortsatz verlängert ist; die Länge des Kragens beträgt 5—6, seine Breite 8—9 mm. Die 6 etwa 17 mm langen Staubblätter haben stark abgeflachte Filamente und schmale introrse, bläulich gefärbte Antheren, deren Fächer sich mit je einer seitlichen Längsspalte öffnen. Sie entlassen (20) grün oder hellviolett gefärbten Pollen, dessen ellipsoidisch oder rautenförmig gestaltete Zellen eine körnige Exine mit 2 Längsfalten zeigen und durch Öltropfen klebrig gemacht werden. Die Staubblätter stehen in etwas gespreizter Lage locker vom Griffel ab. Dieser ist inwendig hohl und läuft an der Spitze in 3 Äste von etwa 5 mm Länge aus; jeder Ast wird durch eine Furche in 2 Teile geschieden, an deren Rändern lange einzellige Narbenpapillen hervortreten (Fig. 305). In der völlig entwickelten Blüte ragen die Narben etwa $1^1/_2$—2 mm über die Antheren hervor. Der Fruchtknoten von *E. dens canis* wird (181) von 6 Gefäßbündeln durchzogen, von denen 3 den Karpellrändern, 3 ihrer Fläche entsprechen. Die Scheidewände zwischen den Fächern werden innenseits von einem schleimigen plasmareichen Gewebe ausgekleidet, das sich aufwärts auch in den Griffelkanal fortsetzt und den Pollenschläuchen als leitendes Gewebe

[1]) J. Lamic nach Bot. Jahresber. Bd. 12, 1884. Abt. 2. S. 105.

dient. In den vorspringenden Placenten zeigen die Zellen kollenchymatisch verdickte Wandungen; die in doppelter Reihe stehenden anatropen Samenanlagen

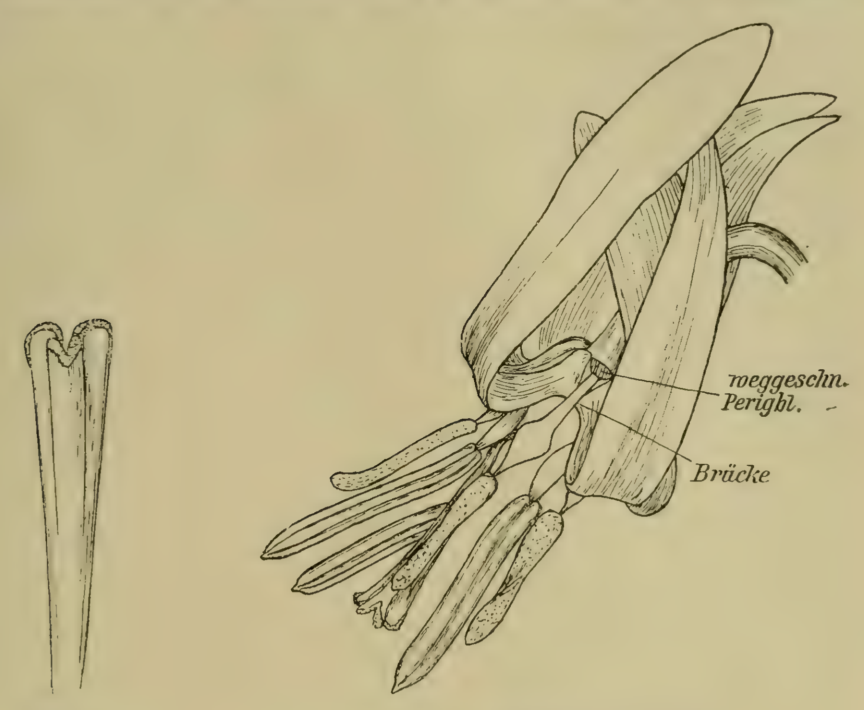


Fig. 305.
Erythronium dens canis.
Oberer Teil des Griffels mit den Narben, 4:1. (Orig. K.)

Fig. 306. *Erythronium dens canis.*
Völlig geöffnete Blüte; ein äußeres Perigonblatt weggenommen, um die noch von einem Filament verdeckte „Brücke" zu zeigen. Etwas mehr als 2:1. (Orig. K.)

tragen am Chalazaende einen nach der Seite der Naht herabgeschlagenen Fortsatz.

Die merkwürdige Bestäubungseinrichtung von *E. dens canis* (Fig. 306, 307) wurde schon von Sprengel (174, S. 191) und Vaucher (187, IV, S. 339) untersucht. Ersterer erkannte die Natur der Blüte als einer Saftblume, sowie die weiche schwammige Beschaffenheit der öhrchenartig vorspringenden Ligula, die Linné als Nektarium bezeichnet hatte, suchte aber den Nektar vergeblich am Grunde des Fruchtknotens; die feine bräunliche Strichelung oberhalb der gelbgrünlichen Basis der Perigonblätter deutete er zutreffend als Saftmale. Vaucher betrachtete die unter der Ligula vorhandene Aushöhlung als den Ort, an dem sich der von den Wänden des Fruchtknotens oder der Staub-

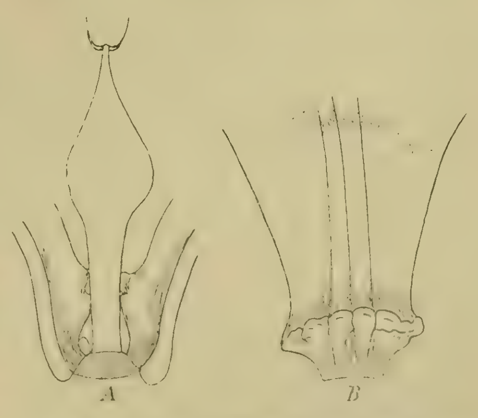


Fig. 307. *Erythronium dens canis.*
A Ein Staubfaden, dahinter die „Brücke". B Basis eines inneren Perigonblattes von innen, mit der Saftdecke. 4:1. (Orig. K.)

blattbasis abgesonderte Honig ansammeln soll. Calloni[1]) suchte wieder in der Ligula den Sitz der Nektarabsonderung, während Loew (**119**, S. 354) die Tatsache betonte, daß der Nektar deutlich unterhalb der Ligula, bei der hängenden Lage der Blüte also über ihr, hervortritt, und die Ligula also nur die Bedeutung einer Saftdecke, nicht aber die eines Nektariums haben kann; zugleich wandte sich Loew gegen die Auffassung Callonis, der die Blüte als anemogam bezeichnet hatte. Endlich stellte Briquet (20) den wahren Sachverhalt fest, der im folgenden geschildert ist.

Das nektarabsondernde Gewebe hat seinen Sitz ausschließlich an der untersten Basis der äußeren Perigonblätter, die hier leicht ausgehöhlt und von einer glatten, schwach papillösen Epidermis bekleidet sind. Schon im Knospenzustande läßt diese Stelle kleine Nektartröpfchen hervortreten. Auf ihrer Innenseite werden die 3 äußeren Blütenblätter von je 3 den Längsnerven entsprechenden Furchen durchzogen, die in der basalen Aushöhlung endigen und vielleicht ein spärliches Herabsickern von Nektar ermöglichen. An der Basis der Blätter geht die vorherrschende Rosafarbe in eine gelbe, mit kleinen braunen Flecken gestrichelte Zone über, die das Saftmal bildet. Die zackige Linienzeichnung am Rande derselben zeigt bei den äußeren Perigonblättern rechts und links von der Mittellinie eine leichte Buckelung, die den inneren Blütenblättern fehlt.

Auf der inneren Fläche der an der Basis weiß gefärbten inneren Perigonblätter verlaufen 3 Längsfurchen, die sich bis zu der Ligula hinziehen. Diese bildet einen weiß gefärbten Wulst, der durch Längsfurchen in 4 rundliche Abschnitte geteilt wird; die beiden mittleren sind etwas kleiner als die seitlichen, die außerdem als Öhrchen am Blattrande vorspringen. Die aneinander stoßenden Öhrchen zweier benachbarten inneren Perigonblätter sind in jüngeren Zuständen der Blüte frei, später verschmelzen sie miteinander und bilden eine zusammenhängende „Brücke" (Fig. 306, 307). Der innere Bau der Ligula beweist, daß sie keinesfalls einen Nektar erzeugenden Apparat darstellt; ihr sehr lockeres, von zahlreichen Luftgängen durchzogenes Parenchym wird von einer großzelligen Epidermis überzogen, die sich mit faltenartigen Buckeln von den tiefer liegenden Zellen abhebt und dadurch dem ganzen Organ seine schwammige Beschaffenheit und ein eigentümliches, zerknittertes Aussehen verleiht. In seinem Innern verlaufen auch einige von verdickten Elementen begleitete Gefäßbündel.

Durch die enge Zusammenfügung der 3 mit Nektargruben versehenen äußeren und der 3 den Ligularwulst tragenden inneren Perigonblätter wird am Blütengrunde ein etwa 2 mm hoher Saftraum hergestellt, der sich allmählich mit Nektar füllt. Nach Entfernung eines äußeren Perigonblattes bis auf seine unterste Basis sieht man von der Seite (Fig. 306), daß am Grunde vor dem äußeren Staubblatt ein dreieckiger Nektarzugang (Saftloch) liegt, und die Blüte demnach 3 solche besitzt. Begrenzt wird jedes Saftloch nach dem Blüteneingang zu durch die Ligularbrücke. Mit den 3 Saftlöchern wechseln eben so viele Saftkanäle (Korridore) ab, die durch die darüber liegenden Ligularwülste abgeschlossen werden und in denen sich der Nektar von den Nektarien aus ansammelt. So ist der Saftraum im ganzen Umkreise des Blütengrundes durch den fast kontinuierlichen Ligularwulst abgeschlossen und gestattet nur in der Gegend der 3 Saftlöcher dem Rüssel eines Besuchers bequemen Zugang zum Nektar. Nach den Beobachtungen von Loew scheinen sich die Nektarien der 3 äußeren Perigonblätter bis zu deren Basis zu erstrecken.

Als Besucher der *Erythronium*-Blüte beobachteten Calloni und Briquet Honigbienen und Hummeln. Erstere krochen an geschlossenen Blüten von unten her in den Blüteneingang ein, hielten sich dann mit den Füßen an den

[1]) Malpighia I, 1887. S. 14—19.

Perigonblatträndern fest und drangen so in den nektarhaltigen Blütengrund vor; hierbei streiften sie notwendig mit dem Rücken die Bestäubungsorgane und krochen dann mit dicht bepudertem Thorax wieder aus der Blüte heraus. In weit geöffneten Blüten umklammert dagegen die Biene die Geschlechtsorgane und nimmt den Pollen an der Bauchseite auf. Unvorteilhaft für das Zustandekommen der Bestäubung benehmen sich Hummeln (*Bombus terrestris*) an den Blüten; sie setzten sich fast regelmäßig von außen an den nach oben gerichteten Blütengrund an und drangen hier in gewaltsamer Weise zu den Nektarquellen vor, ohne die Bestäubungsorgane überhaupt zu berühren. Als legitime Bestäuber kommen sie also eben so wenig in Betracht, wie einige Tagfalter, die Briquet in unregelmäßiger und flüchtiger Weise die Blüten besuchen sah, oder kleine Blumenkäfer (*Dasytes*), die Calloni als Pollenräuber vorfand. Dagegen kann die von Mattei erwähnte *Xylocopa violacea* als legitimer Bestäuber eine Rolle spielen.

Nach Kerner (96, II, S. 284) sind die Blüten von *Erythronium* schwach protogynisch; Briquet sah die Narben sogar bereits 2 Tage vor dem Stäuben der Antheren entwickelt. Loew fand in einigen noch geschlossenen Knospen die Narben bereits geschlechtsreif, und auch Kirchner konnte (im Hohenheimer bot. Garten, April 1912) eine schwache Protogynie der Blüten beobachten. Hier sind beim Aufgehen der Blüte die Narben vollkommen entwickelt, aber schon während sich das Perigon ausbreitet, beginnt das Aufplatzen der rotvioletten Antheren. Zuerst öffnen sich diejenigen der äußeren Staubblätter, wobei sie sich stark verkürzen und in jeder Hälfte einen seitlichen, beiden Fächern gemeinsamen Längsriß ausbilden; dabei schlagen sich die Innenseiten der Antherenhälften so weit nach außen, daß sie flach werden und die Außenseiten der Hälften sich flach aneinander legen. Fremdbestäubung, und zwar wegen der Einblütigkeit der Pflanze Xenogamie, erscheint teils durch die Protogynie, teils durch den Umstand begünstigt, daß in geöffneten Blüten die Narben und Antheren voneinander abstehen. Indessen bröckelt der Pollen leicht von den Antheren ab und kann bei der Stellung der Blume auch auf die tiefer gelegenen Narben fallen; auch bei Blütenschluß ist eine direkte Übertragung von Pollen auf die Narbe wohl möglich, und ebenso kann in der offenen Blüte gelegentlich durch Insekten Autogamie herbeigeführt werden. Nach der Befruchtung fallen die Blütenblätter ab und der die junge Frucht tragende Stengel streckt sich gerade (187, 62). Die reife Frucht ist eine verkehrt-eiförmige stumpfkantige Kapsel, die sich an den Fächern öffnet. . Dabei trennen sich die runzelig werdenden Klappen weit voneinander und hängen nur durch den stielartigen Zentralteil zusammen, an dem die Samen horizontal befestigt sind. Die ovalen, gelbbraunen Samen enthalten innerhalb des Nährgewebes einen kleinen, fast kugeligen Embryo, dessen Gliederung unvollständig ist und erst bei der Keimung schärfer hervortritt. Am Chalazaende sitzt dem Samen ein Fortsatz von der Gestalt eines Rüssels oder Schnabels auf (Fig. 301, 1), der jedenfalls eine wichtige Rolle bei der Aussäung spielt. Sie findet (179) mutmaßlich durch Ameisen statt, welche die Samen wegen des (ölreichen?) Auswuchses eintragen. Außerdem können die Samen auch durch die bei austrocknenden Kapselfrüchten gewöhnlichen anemochoren Einrichtungen ausgesät und verbreitet werden.

2. Tribus. **Scilleae.**

Von den Gattungen *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa* und *Erythronium*, die als *Tulipeen* zusammengefaßt werden, unterscheiden sich die *Scilleen* mit den Gattungen *Scilla*, *Ornithogalum*, *Hyacinthus* und *Muscari* durch den nur am Grunde mit Laubblättern besetzten Blütenschaft, der in den Achseln von Hochblättern die Blüten trägt, und durch die Ausbildung von Septalnektarien. In anatomischer Hinsicht unterscheiden sie sich von den *Tulipeen* (nach Fuchsig, a. a. O.) wesentlich dadurch, daß sie in Blatt, Stamm und Wurzel Raphiden führen: ihre

Epidermis, an der sich oft Kantenzellen ausbilden, besteht aus wenig oder gar nicht nach außen vorgewölbten Zellen ohne Trichome und mit nicht gewellten Radialwänden; die Zellen des Assimilationsgewebes sind vorwiegend isodiametrisch oder palissadenähnlich, die Gefäßbündel des Stengels auch außerhalb des mechanischen Ringes gelegen.

18. Gattung. **Scilla L. Sternhyazinthe.**

(Bearbeitet von E. Loew und O. Kirchner.)

Durch ihre Tracht erinnern die *Scilla*-Arten an die Gartenhyazinthen, von denen sie sich aber durch ihre ganz oder fast freien Perigonblätter von himmelblauer Farbe unterscheiden. Von den 8 mitteleuropäischen *Scilla*-Arten sind nur 3 als Bürger unseres engeren Florenbezirkes zu nennen: *S. bifolia* L., *S. autumnalis* L. und *S. non scripta* Hffsgg. und Lk.; die übrigen sind Mediterranpflanzen, von denen manche, ebenso wie die von Mittel- und Südrußland bis zum Kaukasus und Vorderasien verbreitete *S. sibirica* And. und die am Ende des 16. Jahrhunderts als Zierpflanze aus Konstantinopel eingeführte *S. amoena* L., deren ursprüngliche Heimat unbekannt ist, auch in nördlicheren Gebieten zur Verwilderung neigen.

Fig. 308. *Scilla bifolia*. Habitusbild, 1 : 2. (Orig. Phot. Dr. W. Lang.)

76. Scilla bifolia L. Zweiblättrige Sternhyazinthe.

Diese Art (Fig. 308) tritt in unserm Florengebiet vorzugsweise als Wiesen bewohnende Stromtalpflanze im südlichen Gebiet häufig, im mittleren mehr zerstreut auf. Sie folgt z. B. der Elbe von Nordböhmen an abwärts bis Dessau, dem Rhein bis Bonn und in die Niederlande. In der Schweiz (19) bewohnt sie den Buchenwald der Jurazone mit Vermeidung der Alpen und ihrer Täler, und wächst auch in den Karpaten (135) in *Fagus*-Wäldern, sowie in Rußland bei Charkow und Poltawa unter gemischten Laubholzbeständen. In Siebenbürgen tritt sie in einer kräftigen, hochwüchsigen und breitblättrigen Varietät (*S. praecox* Willd.) in der unteren Bergregion, und in einer schmalblättrigen Form mit schlaffem Stengel und niederliegenden Blättern (*S. nivalis* Boiss.) in der alpinen Region der Karpaten auf. In Tirol steigt die Art bis 1400 m, im Wallis bis 900 m auf (4). Im ganzen stellt sie sich als hygrophile und schattenliebende Gebirgspflanze dar, die aber auch in die Niederungen hinabzusteigen vermag.

Keimung und Erstarkung. Die gelblich-braunen, fast kugelrunden Samen (Fig. 309, 1 u. 2) keimen nach Aussaat im Herbst erst Ende März des folgenden Jahres (94). Das fadenförmige, mit seiner Spitze zunächst im Nährgewebe stecken bleibende Keimblatt tritt mit hakiger Krümmung (Fig. 309, 3 u. 4) aus der Samenschale hervor und hebt diese in der Regel über den Boden. Der stark gestreckte oberirdische Teil des Keimblattes ergrünt, während der von der Hauptwurzel nur undeutlich abgesetzte unterirdische Teil weiß bleibt; der Spalt der Kotyledonarscheide ist dicht über der Hauptwurzel sichtbar (Fig. 309, 5).

Diese ist mit Papillen besetzt und bleibt während der ersten Vegetationsperiode in unverzweigtem Zustande erhalten. Beim Eintritt in die Ruhezeit verwandelt sich die anschwellende Stammknospe unter Absterben des oberen assimilierenden Keimblatteiles und der Hauptwurzel in die Primärzwiebel (Fig. 309, 5 u. 6), deren Hülle von der abgestorbenen Keimblattscheide gebildet wird. Im Herbst treibt die Primärzwiebel einige Adventivwurzeln. Sie besteht in diesem Stadium aus einem fleischigen Niederblatt, auf das ein zweites Niederblatt und eine Laubblattanlage mit niedriger geschlossener Scheide folgen; letztere schließt wiederum ein Niederblatt ein. Im folgenden Frühjahr tritt das auswachsende, im Querschnitt fast runde oder undeutlich kantige Laubblatt mit verlängerter Scheide über den Boden (Fig. 309, 7 u. 8); seine scheidige Basis bleibt nach dem Absterben der

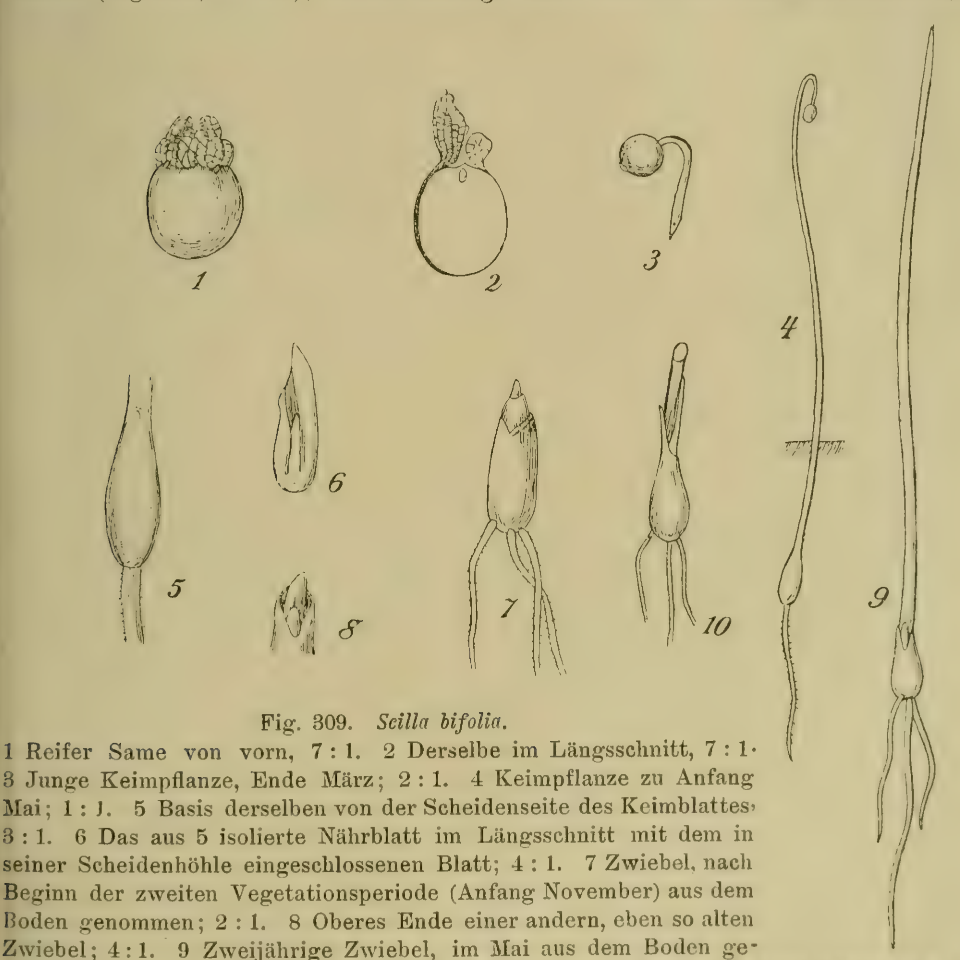


Fig. 309. *Scilla bifolia.*
1 Reifer Same von vorn, 7 : 1. 2 Derselbe im Längsschnitt, 7 : 1. 3 Junge Keimpflanze, Ende März; 2 : 1. 4 Keimpflanze zu Anfang Mai; 1 : 1. 5 Basis derselben von der Scheidenseite des Keimblattes, 3 : 1. 6 Das aus 5 isolierte Nährblatt im Längsschnitt mit dem in seiner Scheidenhöhle eingeschlossenen Blatt; 4 : 1. 7 Zwiebel, nach Beginn der zweiten Vegetationsperiode (Anfang November) aus dem Boden genommen; 2 : 1. 8 Oberes Ende einer andern, eben so alten Zwiebel; 4 : 1. 9 Zweijährige Zwiebel, im Mai aus dem Boden genommen; 1 : 1. 10 Zwiebel von 9, nach Wegnahme der Reste des Keimblattes; 2 : 1. (Nach Irmisch.)

Spreite als Speicherorgan erhalten und bildet zugleich die Schutzhülle für die in den Ruhezustand eintretende Zwiebel des zweiten Jahrganges (Fig. 309, 9 u. 10). In den folgenden Jahren setzt sich die Entwicklung in gleicher Weise fort, doch nehmen die Blätter und Achsenteile der Zwiebeln mehr und mehr an Größe zu, und ebenso vermehrt sich auch die Zahl der Blätter und der Adventivwurzeln. Mit dem

Eintritt der Blühreife wächst die Stammknospe zum Blütenschaft aus, worauf dann eine in der obersten Laubblattachsel angelegte Verjüngungsknospe den weiteren, nun sympodialen Aufbau des Sproßsystems fortsetzt.

Wachstumsverhältnisse der erstarkten Pflanze. Die Auszweigung des Sympodiums erfolgt nach dem Schraubeltypus. Da in der Zwiebel meist 4 oder noch mehr (bis 6) Generationen miteinander vereinigt sind und die Basalteile der oberwärts absterbenden Fruchtstengel in Form schmaler zusammengedrückter und bräunlich gefärbter Bänder erhalten bleiben, lassen sich an einem

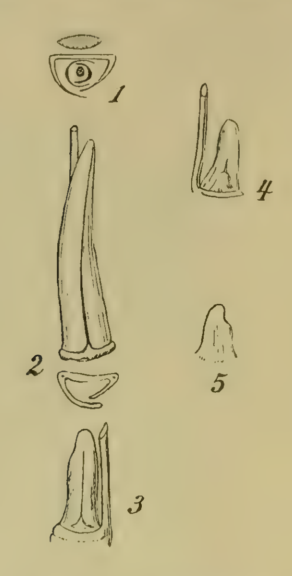


Fig. 310. *Scilla bifolia.*
1 Schematischer Grundriß eines vorjährigen Blütenstengels und der neben ihm (darunter) stehenden neuen Knospe, die mit einem Niederblatte beginnt, auf das 2 Laubblätter folgen, von denen das zweite den Blütenstengel des nächsten Frühjahres umfaßt. 2 Basis des Blütenstengels vom vorigen Frühjahr und die vor ihm stehende Knospe aus einer Zwiebel, die anfangs Juni aus dem Boden genommen wurde; unten Querschnitt des Vorblattes der Knospe; vergr. 3 Dasselbe nach Wegnahme des Vorblattes der Knospe, sodaß deren erstes Laubblatt erscheint. 4 Dasselbe nach Entfernung des ersten Laubblattes; man sieht das zweite Laubblatt. 5 Der junge Blütenstengel aus dem Innern der Knospe, stärker vergr. (Nach Irmisch.)

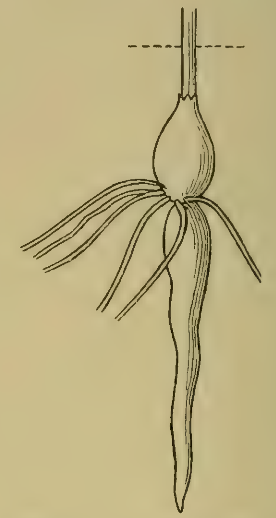


Fig. 311. *Scilla bifolia.*
Junge Zwiebel im Frühjahr, die fleischige kontraktile Wurzel treibend; daneben die dünnen, im vorhergehenden Herbst gebildeten Nährwurzeln; 1 : 1. (Nach Rimbach.)

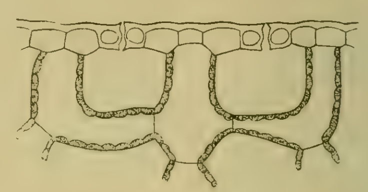


Fig. 312. *Scilla bifolia.*
Teil eines Blattquerschnittes mit Epidermis und gekrümmten Palissadenzellen. Stark vergr. (Nach Haberlandt.)

Zwiebelquerschnitt die Stellungsverhältnisse für die aufeinander folgenden Jahrgänge leicht feststellen. Jeder Jahrestrieb trägt unterhalb seines blüten- bezw. fruchttragenden Abschnittes 2 (selten 3) Laubblätter und unter diesen ein zweikieliges Vorblatt, welches sich, wie gewöhnlich bei Monokotylen, der Abstammungs-

achse zuwendet, während die beiden Laubblätter rechts und links vom Tragblatt stehen (Fig. 310, 1). Der blättertragende Teil der Achse bleibt völlig gestaucht, der blütentragende erfährt kurz vor dem Blühen eine starke Streckung (Fig. 310, 2—5). Als Schraubel ist das Sproßsystem deshalb zu bezeichnen, weil jedesmal der homodrome Seitensproß, d. h. die mit der Abstammungsachse in der Richtung der Blattspirale übereinstimmende Knospe, zur Ausbildung kommt, und ferner auch die aufeinander folgenden Sprosse fortgesetzt immer entweder rechts- oder linksläufig bleiben. Da zwei aufeinander folgende Zwiebeljahrgänge um $^1/_4$ des Kreisumfanges voneinander entfernt sind, muß sich mit dem 5. Jahrgange der ganze Zyklus von neuem wiederholen. Nach dem Absterben der Fruchtstengel bleiben die dazu gehörigen unterirdischen Blattscheidenteile längere Zeit frisch und der gesamte Zwiebelkörper besteht somit aus den Blattresten der früheren 4—6 Jahrgänge, von denen die äußeren dünnhäutig werden und vertrocknen, die inneren dagegen die Speicherorgane des im Frühjahr blühenden Verjüngungssprosses bilden. Nach dem sommerlichen Ruhezustande treibt die Zwiebel im Herbst eine Anzahl etwa $^1/_2$ mm dicker fadenförmiger Nährwurzeln; außerdem tritt aber im Frühjahr der folgenden Vegetationsperiode eine zweite Wurzelbildung ein, bei der eine einzige senkrecht absteigende und bis 5 mm dicke Zugwurzel zur Ausbildung kommt, die sich später infolge ihrer starken Verkürzung runzelt (149) (Fig. 311).

Der im Frühjahr aus der rundlichen, bis 2 cm dicken Zwiebel mit einer knorpeligen Blattbohrspitze über den Boden tretende Lichtsproß von *S. bifolia* (5, S. 31) erreicht eine Höhe von 10—20 cm. Seine beiden linearen, bis 1 cm breiten Laubblätter umschließen mit ihrer röhrigen Basis den Blütenschaft ungefähr bis zur Mitte, sind aber ihrer ursprünglichen Anlage nach grundständig.

Was den anatomischen Bau der Vegetationsorgane betrifft (vgl. Fuchsig, a. a. O), so sind die flachen Blätter dorsiventral gebaut. Die Epidermis (Fig. 312) zeigt oberseits 3—7, unterseits 4—10 Spaltöffnungen im Gesichtsfeld bei 440facher Vergrößerung; auf den Blattkanten sind in der Epidermis sog. Kantenzellen ausgebildet, die eine stärker verdickte Außenwand besitzen und über dem Niveau der Nachbarzellen liegen. Das Assimilationsgewebe besteht oberseits aus Palisadenzellen (Fig. 312), unter denen sich mehr lockere und rundliche, weniger Chlorophyll führende Zellen befinden, die als Sammel- und Ableitungszellen fungieren, sich um die Gefäßbündel legen und so eine Verbindung zwischen dem Chlorophyllgewebe der Ober- und Unterseite herstellen, die im übrigen durch ein inneres chlorophyllfreies Gewebe unterbrochen ist. Unterseits grenzt an die Epidermis eine Schicht rundlicher und weniger chlorophyllreicher Zellen, auf die noch 2—3 Schichten isodiametrischer Zellen mit geringerem Chlorophyllinhalt folgen. Die Gefäßbündel sind auf dem Querschnitt in einer gleichmäßigen Reihe angeordnet. Das den Blättern notwendige Leitungssystem für die Stoffelwechselvorgänge ist in Form langgestreckter, das Grüngewebe ziemlich oberflächlich durchziehender dünnwandiger Schläuche ausgebildet, die aus der Blattspreite auch in die Blattbasis, d. h. die späteren Zwiebelschuppen übertreten und an deren Grund zu einem Anastomosennetz zusammenfließen, das in den Achsenteil der Zwiebel übergeht. Die Schläuche, die durch Zellfusion zustande kommen, wurden von J. Hanstein, der sie bei *Allium*-Arten entdeckte, den Milchsaftgefäßen an die Seite gestellt und werden auch jetzt noch (79, S. 315) in gleicher Weise aufgefaßt; sie, wie in einer Nebenfunktion auch die ebenfalls bei *Scilla* vorhandenen Raphidenschläuche, dienen ohne Zweifel dem Transport von plastischem Material, für den zur Zeit der Einwanderung der Reservestoffe in die Speicherblätter der Bastteil der Gefäßbündel nicht auszureichen scheint. Der anatomische Bau der Blätter und Zwiebelschalen von *S. bifolia* wurde von L. Heydrich (88) besonders hinsichtlich der

Größenverhältnisse der einzelnen Gewebeelemente und der Verteilung der Spaltöffnungen genauer untersucht. Für die Laubblätter hat Haberlandt (79, S. 247) eine von der gewöhnlichen abweichende Form der Palissadenzellen angegeben; sie legen sich bogenförmig um die Atemhöhle herum (Fig. 312), wodurch auch die Normallage der Chlorophyllkörner geändert wird. Die Spaltöffnungen sind nicht unter das Niveau der Epidermiszellen eingesenkt, die Atemhöhlen fallen durch ihre Größe auf.

Im Blütenstengel fehlt ein mechanischer Ring und infolge davon legt sich der Stengel während des Ausreifens der Früchte schlaff auf den Boden, wobei seine großen Markzellen an Volumen noch mehr zunehmen (**171**, S. 307; 179, S. 269). Der gerillte Stengel ist mit sog. Kantenzellen in der Epidermis versehen, unter letzterer liegt eine Anzahl von Zellreihen mit Chlorophyll und Interzellularen, die allmählich in ein inneres Gewebe ohne Chlorophyll und mit weniger Interzellularen übergehen. Die durch Anastomosen miteinander verbundenen Gefäßbündel sind stammeigen. (Fuchsig, a. a. O.)

Der Blütensproß ist unter dem Boden vollständig angelegt, der Blütenstengel wird von den umeinander gerollten Laubblättern völlig eingeschlossen und geschützt; sie bilden oben eine feste Bohrspitze (Fig. 313) und entfalten sich, nachdem sie über die Erdoberfläche emporgewachsen sind. Der Blütenstand von *S. bifolia* bildet eine armblütige, von unten her sich entfaltende Traube mit 2—16 Blüten, deren Hochblätter in der Regel klein oder ganz unentwickelt bleiben (Fig. 308); doch können sie sich ausnahmsweise als ziemlich lange häutige Deckblätter ausbilden (fa. *bracteata* Tom.). Die Blüten sind ursprünglich auf zwei Längskanten des etwas abgeflachten Schaftes zweizeilig angeordnet und neigen später nach der schmäleren Seite hin (202, S. 43). Eine Gipfelblüte fehlt, und das Achsenende bildet entweder nur ein pfriemenförmiges Spitzchen oder wird ganz unterdrückt, wobei die oberste Blüte sich aufrichtet und pseudoterminal erscheint. Nach der Entwicklung der Blütenprimordien am Infloreszenzscheitel glaubt Schumann (170, S. 32) auf einen fächelartigen Aufbau des Blütenstandes (bei *S. sibirica*) schließen zu müssen. Nach Wydler scheint das unpaare äußere Perigonblatt seitlich vom Tragblatt zu stehen, doch vermochte Schumann (a. a. O.) eine konstante Stellungsbeziehung zum Tragblatt nicht aufzufinden. Vorblätter fehlen bei *S. bifolia* ganz.

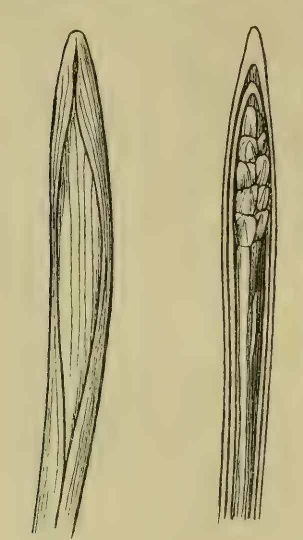


Fig. 313. *Scilla bifolia.* A Blütensproß vor Verlassen des Bodens, B nach Entfernung des vorderen Teiles der Blätter. 1 : 1. (Nach v. Wettstein.)

In der entwickelten Blüte (Fig. 314) sind die 6 Staubblätter mit ihren etwa pfriemenförmigen, aber deutlich abgeflachten blauen, an der Basis weißen Filamenten dem Grunde der 6 Perigonblätter angewachsen; die Antheren sind am Rücken befestigt. Der fast kugelige, schwach 6kantige Fruchtknoten läuft in einen schlank kegelförmigen Griffel aus, dessen stumpfliche Spitze 3 Reihen von Narbenpapillen trägt. Wie bei allen darauf untersuchten *Scilla*-Arten ist der Fruchtknoten der Sitz von Doppelnektarien, von denen die äußeren 3 an der Basis des Organs liegende schmale nektarabsondernde Rinnen oder Fugen, die inneren eben so viele mit den äußeren korrespondierende, in den Scheidewänden des Fruchtknotens radial verlaufende und mit Nektargewebe ausgekleidete Spalten bilden. Die beiderlei Nektarien steigen am Fruchtknoten gleich hoch hinauf und kommunizieren erst an seiner Basis miteinander; infolgedessen ist der Nektar

nur an 3 Stellen des Fruchtknotengrundes zwischen diesem und der Basis des davor stehenden Staubfadens den Besuchern zugänglich (**8**, S. 86; **164**, S. 6 und 8).

Die Blüten von *S. bifolia* fand Kirchner (**97**, S. 8) homogam, nach späteren Beobachtungen auch schwach protogyn; Vaucher (**187**, IV, S. 356) hebt ausdrücklich hervor, daß die Narben schon längere Zeit vor dem Ausstäuben der Antheren geöffnet sind, und auch Kerner (**96**, II, S. 284) bezeichnet die *Scilla*-Arten im allgemeinen als unvollkommen protogyn. Das Perigon breitet sich zu einem himmelblauen, schräg oder horizontal gestellten, 6strahligen Stern von etwa 20 mm Durchmesser aus. Die vor dem Aufplatzen etwa 2 mm langen dunkelvioletten Antheren bedecken sich nach dem Aufgehen fast ringsum mit dunkelgrauem Pollen und verkürzen sich dabei auf die Hälfte, ihre Wandungen färben sich schwarz; sie ragen ungefähr bis zur Höhe der Narbe auf, stehen aber ziemlich weit von ihr ab. Doch kann bei geneigter Lage der Blüten Pollen von selbst auf die Narbe fallen. Beim Verwelken legen sich die Perigonblätter aneinander, sodaß durch Berührung von Narbe und Antheren jetzt noch spontane Autogamie ermöglicht ist. Als Besucher wurden von Kirchner Honigbienen und kleine Fliegen bemerkt; erstere suchten im Blütengrunde nach Nektar, dessen Abscheidung bei dieser Art spärlich zu sein pflegt. Nach Loews Beobachtungen führen die Honigbienen in der Regel nur die um die Zungenspitze zusammengelegten Kieferladen am Grunde des Fruchtknotens in die Nektarrinne ein, sodaß die Art ihrer Ausbeutung an das Saftbohren erinnert, wie sie es auch an zuckerreichen Pollenblumen ohne freie Nektarabsonderung ausführen.



Fig. 314. *Scilla bifolia.*
Blüte von der Seite; 4 : 1. (Orig. K.)

Das Himmelblau der Blütenfarbe kann in Weiß oder Rosa abändern. Nach vieljährigen Beobachtungen Mac Nab's[1]) in Edinburg blüht die blaue Varietät zuerst (durchschnittlich 7. März), dann die weiße (17. März) und zuletzt die hellrote (21. März) auf. Als mittlere Aufblühzeit für Wien wurde der 21. März festgestellt (**49**). Die Blüten sind ombrophob (**63**, S. 59) und bleiben bis zum Verblühen offen (**62**, S. 174). Schließlich vertrocknet das Perigon, ohne der heranreifenden Frucht Schutz zu gewähren.

Nach vollzogener Befruchtung streckt sich der Blütenschaft und seine Seitenstiele noch weiter und legt sich dann bald auf den Boden nieder (**187**, **94**). Der Fruchtknoten entwickelt sich zu einer kugeligen stumpfkantigen, etwa 7—8 mm langen, 3klappig aufspringenden Kapsel. Deren Wand enthält ein quellbares Gewebe, das bei Befeuchtung mit Wasser selbst an älteren Herbarexemplaren noch eine gallertige Beschaffenheit annimmt; auch öffnet sich die Kapsel vorzugsweise bei nassem Wetter, das die Quellung der Kapselwand zu befördern scheint (**94**). In jedem der 3 Fruchtfächer befinden sich in 2reihiger Anordnung 5—12 Samen mit einem fleischig-saftigen, lappig-eingeschnittenen Wulst in der Mikropylengegend (Fig. 309, 1); im übrigen hat der Same eine fast

[1]) Bot. Jahresb. 1876, S. 680.

kugelige Gestalt und im frischen Zustand eine gelblichweiße Färbung, der Wulst sieht glasig weiß aus. Nach einigen Tagen schrumpft das Anhängsel ein und die Testa nimmt allmählich eine gelblichbraune Farbe an. Die Naht springt am Samen nur als niedrige schmale Leiste vor. Die Nabelwucherung ist ohne Zweifel als ein Elaiosom (Ölkörper) im Sinne Sernanders (179) zu deuten und befördert die Ausbreitung der Samen durch Ameisen. Wenn auch für *S. bifolia* hierüber keine direkten Beobachtungen vorliegen, so konnte doch Sernander bei *S. sibirica* mit ganz ähnlicher Samenstruktur nachweisen, daß *Formica exsecta* L. von 10 ihr in den Weg gelegten Samen einmal 9 im Verlaufe von 4 Stunden, in einem andern Falle alle schon in 7 Minuten fortgeschleppt hatte. Außerdem können die mit dem niedersinkenden Fruchttsengel auf den Boden gelangten Kapseln von *S. bifolia* bei feuchtem Wetter ihre Samen sicher auch auf autochorem Wege verbreiten, wie es z. B. bei *S. lilio-hyacinthus* (179) normal geschieht.

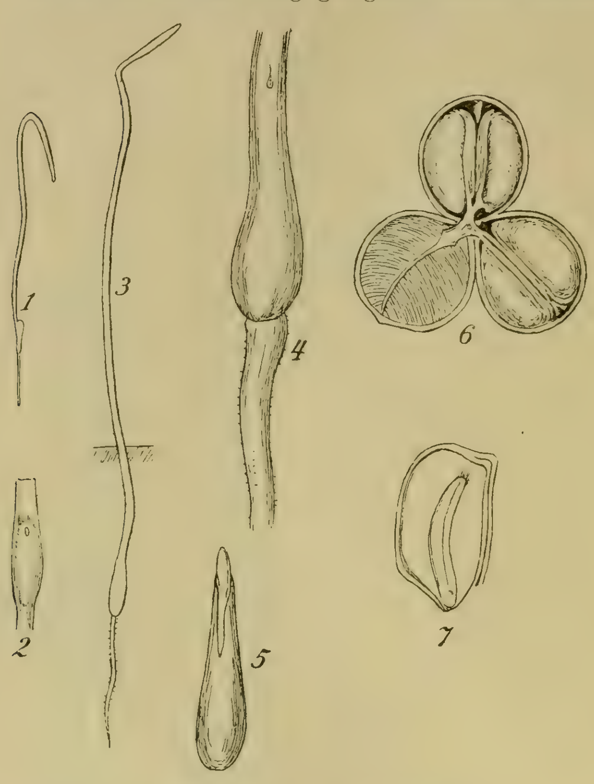


Fig. 315. *Scilla autumnalis.*
1 Keimpflanze, die eben über den Boden tritt; 1 : 1. 2 Keimpflanze von der Scheidenseite; 6 : 1. 3 Ältere Keimpflanze; 1 : 1. 4 Deren angeschwollene Basis, oben der Scheidenspalt; 8 : 1. 5 Das Nährblatt, aus der Scheide des Keimblattes herausgelöst, von der Scheidenseite; 8 : 1. 6 Aufgesprungene Kapsel von oben gesehen, aus einer Klappe die beiden Samen entfernt; 8 : 1. 7 Längsschnitt durch einen Samen; 12 : 1. (Nach Irmisch.)

77. Scilla autumnalis L. Herbst-Sternhyazinthe.

Im Gegensatz zu *S. bifolia* ist *S. autumnalis* in ihren Standortsansprüchen entschieden mehr xerophil. In England wächst sie[1]) gern auf dürren Weideplätzen oder[2]) z. B. in North Devon auch auf Felsklippen. In Frankreich ist sie besonders im Osten, Südosten und im Zentralplateau verbreitet und bevorzugt auch hier trockene Wiesen und Waldstellen. Von Frankreich aus tritt sie nach Deutschland nur im oberen Elsaß über. Die ihr am meisten zusagenden Lebensbedingungen findet sie erst in den Mittelmeerländern, wo sie in Spanien, Italien, der Balkanhalbinsel, Vorderasien und Nordafrika wächst (4). Auf der Iberischen Halbinsel bewohnt sie dürre Weidetriften, sowie Lehm- und Tonböden in Gesellschaft anderer Zwiebelpflanzen (198), und ähnlich verhält sie sich in der dalmatinischen Felsheide und in Illyrien, wo sie mit dem Eintritt der Septemberregen in Gesellschaft von

[1]) Nach Babington, Man. of. Brit. Bot., S. 333.
[2]) Nach W. R. Rogers, Botan. Jahresb. 1878, II, S. 667.

Urginea maritima, *Colchicum Bivonae* und *Sternbergia colchiciflora* in Blüte kommt (12). In unser Florengebiet dringt *S. autumnalis* im Süden in Südtirol, dem Küstenland und Istrien ein.

Die Keimung der schwarzen verkehrt-eiförmigen, undeutlich kantigen Samen tritt bei Aussaat nach der Fruchtreife teils noch im Herbst, teils im folgenden Frühjahr ein (94), und zeigt zunächst keine wesentlichen Unterschiede von *S. bifolia*. Die Basis der Keimpflanze schwillt dicht oberhalb der Hauptwurzel in der Gegend der Keimblattscheide an (Fig. 315, 1 u. 2) und das erste Niederblatt der Stammknospe bildet sich zur Primärzwiebel um (Fig. 315, 3—5), die den Ruhezustand einleitet. In den folgenden Vegetationsperioden kommt immer nur je ein Laubblatt zur Entwicklung, später erhöht sich deren Anzahl, und ihre Stellung geht aus der anfänglichen $^1/_2$-Divergenz in die von $^2/_5$ über. Die Blühreife kann schon im dritten Lebensjahr erreicht werden.



Fig. 316. *Scilla autumnalis.*
1 Zwiebel im Herbstzustand; 1 : 1. 2 Grundachse nach Entfernung der äußeren Schalen; m oberste Schuppe, in deren Achsel mit der Stengelbasis A 5 Laubblätter stehen; 1 : 1. 3 Schematischer Grundriß des Blütenstengels A, der Schuppe m und der 6 ersten Blätter des neuen Sprosses. (Nach Irmisch.)

Wuchsverhältnisse. Im Aufbau der Zwiebel und in den periodischen Wachstumsvorgängen weicht *S. autumnalis* von *S. bifolia* und andern Arten wesentlich ab. Im Spätherbst zur Zeit der Fruchtreife (Fig. 316) findet man neben dem Fruchtstengel einen Büschel dunkelgrüner linealer Laubblätter (bis zu 6), deren Ränder mit kleinen knorpligen Zähnchen besetzt sind. Die eiförmige Zwiebel wird außen von einigen dünnen bräunlichen, nicht ganz herumgreifenden Häuten umgeben, auf die nach innen zu eine größere Zahl (16—20) weißlicher, teils ebenfalls dünner und ausgesogener, teils saftig-fleischiger Nährschuppen folgt. Der neben dem Fruchtstengel stehende Laubtrieb entspringt aus der Achsel der obersten Zwiebelschuppe, die an ihrem Oberrand eine Narbe als Spur der früheren

Spreite trägt; der Trieb beginnt mit einem adossierten Vorblatt, dem die übrigen, nach $^2/_5$ geordneten Blätter folgen. Sie sind an ihrem Grunde etwas verbreitert und bilden hier, wie bei *S. bifolia*, nach dem Absterben der Spreite das Speicherorgan aus. Der blühbare Achsenteil ist zur Herbstzeit zwischen den Laubblättern noch nicht ausgebildet, sondern treibt erst im folgenden Sommer aus. An älteren Zwiebeln stehen die einzelnen Jahrgäng ein schraubelartiger Anordnung, die jedoch nicht ganz regelmäßig ist, da die Zahl der Laubblätter schwankt; hätte jede Generation immer nur 5 Laubblätter, so würden die Fruchtstengel derselben von einer Seite der Zwiebel aus in derselben Richtung nach der andern Seite hintereinander zu stehen kommen. Weitere Unregelmäßigkeiten werden dadurch veranlaßt, daß nicht jeder Jahrgang zur Blütenbildung gelangt, und sich dann die Zahl der zwischen 2 aufeinander folgende Fruchtstengel eingeschalteten Laubblätter noch weiter erhöht. Andrerseits können statt eines einzigen auch gleichzeitig 2 Blütenstengel an der nämlichen Zwiebel zur Ausbildung kommen. Dies geschieht nicht gerade selten, und zwar dadurch, daß der in der Achsel der innersten Zwiebelschuppe angelegte, sonst zunächst nur Laubblätter produzierende Sproß sofort zum Blütenschaft auswächst und dann in der Regel weniger Laubblätter erzeugt als im normalen Fall. Während der Erstarkungsstadien steht der Laubtrieb terminal und wird an seinem Grunde gewöhnlich von einem scheidenförmigen Niederblatt umgeben; im blühreifen Zustande kommt ein solches nur ausnahmsweise vor, und der Laubtrieb ist stets, wie bei *S. bifolia*, ein Seitensproß. Bisweilen treten neben dem normalen Verjüngungssproß noch Vermehrungssprosse mit einigen Laubblättern auf, die einige Jahre mit der Mutterzwiebel in Verbindung bleiben und an ihr auch wohl zum Blühen gelangen können.

Während bei *S. bifolia* Blätter und Infloreszenz, die im Frühjahr ziemlich gleichzeitig über die Erde treten, derselben Achse angehören, ist bei *S. autumnalis* der anscheinend vor den Blättern im Herbst gebildete Blütenschaft ein Sproß, der schon früher einen Laubtrieb gebildet hatte. *S. autumnalis* bietet somit ein ausgezeichnetes Beispiel einer herbstblütigen Pflanze, die sich hinsichtlich der Perioden ihrer Blatt- und Blütenentwicklung gerade umgekehrt verhält wie die Herbstzeitlose, mit der sie aber wiederum darin übereinstimmt, daß auch bei ihr diese beiden Vorgänge auf ungleiche Vegetationszeiten fallen. Auch bei *S. autumnalis* kommen wie bei der Herbstzeitlose bisweilen Frühjahrsblüten vor; eine im Februar und März blühende Variation ist bei Ajaccio beobachtet und *S. corsica* Boulu genannt worden [1]). Verschiedene Beobachtungen zeigen, daß *S. autumnalis* unter verschiedenen klimatischen Bedingungen das Bestreben zeigt, die Assimilationszeit ihrer Blätter auf eine möglichst lange Periode auszudehnen; sie läßt in Gegenden mit mildem Winter die Blätter schon im Herbst hervortreten, in unserem Klima dagegen erst im Frühling, und in Trockengebieten wird die Assimilationszeit der Blätter um so mehr beschränkt, je länger die niederschlagsarme Jahresperiode dauert und je früher sie eintritt. Der Unterschied gegen *Colchicum autumnale* liegt also wesentlich darin, daß bei diesem die Blütenentwicklung im Vergleich mit den zugehörigen Blättern bebeschleunigt, bei *Scilla autumnalis* aber verzögert wird. Dies hat dann weiter zur Folge, daß bei *Colchicum* für die Ausbildung von Frucht und Samen ein sehr langer, vom Herbst bis zum nächsten Sommer reichender Zeitraum, bei *S. autumnalis* dagegen die kurze Periode vom August bis zum Spätherbst zur Verfügung steht.

Der kräftige, bis 15 cm hohe Blütenschaft von *S. autumnalis* trägt in der Achsel wenig entwickelter Hochblätter an etwa 1 cm langen, aufrecht stehenden Stielen bis zu 20 oder mehr traubig angeordnete Blüten von viel geringerer Größe als bei *S. bifolia*. An Exemplaren am Mte. Brione bei Riva fand

---

[1]) Ann. soc. bot. Lyon. V. 1878. S. 88.

Kirchner (30. August 1896) die lila-bläulich gefärbten Perigonblätter 5,5 mm lang und 3 mm breit, an der Außenseite mit einem dunkleren Mittelstreif versehen; sie breiten sich zu einer Schaufläche von ca. 10 mm Durchm. aus. Filamente, Fruchtknoten und Griffel zeigen ebenfalls eine bläuliche Farbe. Die Staubblätter spreizen sich schräg nach oben vom Pistill ab, wobei die Antheren ihre geöffnete, mit schwärzlichem Pollen bedeckte Seite schräg nach außen wenden; sie treten mit der Narbe, die etwa um 1 mm höher steht, nicht in Berührung, und auch beim Welken der Blüte kann spontane Autogamie kaum eintreten. Bei Sorrent sah Kirchner (26. Sept. 1901) die Blüten von zahlreichen Tagfaltern besucht. die anscheinend auch Nektarausbeute fanden.

Beim Verblühen führen die Perigonblätter karpotropische Schließbewegungen aus (65, S. 262) und bleiben längere Zeit als Schutzhülle an der jungen Frucht stehen. Bei der Reife behält der Stengel seine aufrechte Stellung bei. Die Fruchtklappen sind dünnhäutig, trocken und daher leicht zerbrechlich. beim Aufspringen der Kapsel breiten sie sich fast wagerecht auseinander (Fig. 315, 6). Die verkehrt-eiförmigen, undeutlich kantigen Samen sind schwarz, etwas glänzend, ohne jede Nabelwucherung. In dem bläulichweißen Endosperm liegt ein etwas gekrümmter Embryo (Fig. 315, 7), der deutlich Hauptwurzel und Stammknospe erkennen läßt (94). Die Aussäung erfolgt vermutlich auf anemochorem Wege, da keinerlei myrmekochore Einrichtungen zu erkennen sind.

78. Scilla non scripta Hffgg. u. Lk. Hasenglöckchen.

Diese Art, die von Ascherson und Graebner (4, S. 235) mit der in Istrien eingebürgerten *S. hispanica* Mill. zu einer Gesamtart zusammengezogen wird, unterscheidet sich von den übrigen *Scillen* durch die am Grunde zu einer Röhre zusammenneigenden Perigonblätter, die erst nach der Spitze zu abstehen. Es ist eine Laubwaldpflanze, die von Frankreich und Belgien aus in die nordatlantische Niederung von Holland bis Ostfriesland und Schleswig eindringt, hier aber stellenweise vielleicht nur verwildert ist. Ihr weiteres Areal umfaßt England, Frankreich, die Iberische Halbinsel, Italien und die Balkanhalbinsel, schließt aber das Steppengebiet Südrußlands und den Kaukasus aus.

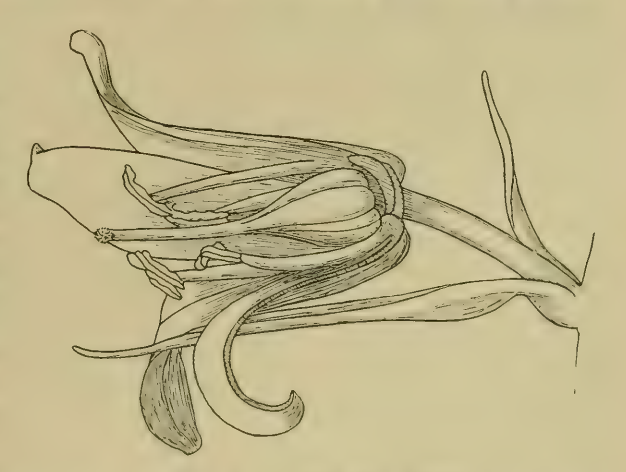


Fig. 317. *Scilla non scripta.* Blüte nach Entfernung von 2½ Perigonblättern und 2 Staubblättern; 4 : 1. (Orig. K.)

In England (Yorkshire) zeigt die Art ihre Hauptentwicklung nach den eingehenden Untersuchungen von T. W. Woodhead[1]) im Gebiet der feuchten Eichen- und Bergahorn-Wälder auf den Schiefertonen und Letten der Steinkohlenformation: sie ist hier am häufigsten in lehmigem, von einer hohen Humusschicht bedeckten Boden und in der mäßigen Beschattung der genannten Baumarten; auch im tiefen Buchenschatten

[1]) T. W. Woodhead, Ecology of woodland plants in the neighbourhood of Huddersfield. Linn. Soc. Journal. Botany, Vol. 37, 1906. S. 334—406.

ist sie auf sandigem Lehm mit dünner Humusschicht sehr häufig und behauptet sich bei der starken Beschattung allein gegen ihre sonstigen Konkurrenten. In festem Lehmboden wird sie spärlich, behauptet sich aber im Wettbewerb mit *Galeobdolon luteum*, *Mercurialis perennis*, *Arum maculatum* und den Wurzelzweigen kleiner Bäume doch stellenweise dadurch, daß sie trotz der Festigkeit des Bodens tiefer nach unten steigt. Auf seichtem, sandigen, humosen Boden von geringer wasserhaltender Kraft und mit wenig oder gar keinem Humus an der Oberfläche kommt die Art, die hier mit *Aira flexuosa* in Wettbewerb tritt, deren Rasen für ihre Samen ungünstige Keimungsbedingungen bieten, nur an kleinen, zerstreuten Plätzen vor. An ihren normalen Standorten ist sie oft mit *Holcus mollis* und *Pteridium aquilinum* vergesellschaftet, die aber nicht, wie es zunächst scheinen könnte, scharfe Konkurrenten von ihr sind, sondern sich in einer bewundernswerten Weise den verschiedenen, an derselben Örtlichkeit vorhandenen Vegetationsbedingungen angepaßt haben. *Holcus* ist eine Oberflächenpflanze, deren Rhizome im lockeren Blattmulm kriechen; die von *Pteridium* breiten sich in den tieferen Humusschichten aus, oft bis zur Oberfläche des Lehmes oder sogar in ihn eindringend; die Zwiebeln von *S. non scripta* endlich finden sich zu unterst im Lehm, sofern nicht junge Zwiebeln im Absteigen begriffen in der *Holcus*- oder *Pteridium*-Schicht angetroffen werden. Auch in ihren sonstigen Lebensbedürfnissen sind die drei Arten so verschieden, daß jede der Einflußsphäre der beiden andern im allgemeinen entzogen ist. Wenn im zeitigen Frühjahr die *Scilla* mit ihren Blüten weite Flächen blau färbt, so folgen im Sommer eben so ununterbrochene Flächen von *Pteridium*. Wenn dieses an Dichte zunimmt, so hat es das Bestreben, die Blütenentwicklung von *Holcus* zurückzudrängen, dessen Vegetationsperiode dann beeinträchtigt werden kann; aber am Ausgang des Winters und im zeitigen Frühjahr entwickelt sich *Holcus* rasch und gewinnt einen großen Vorsprung vor dem später treibenden *Pteridium*. Die tiefe Lage der Zwiebel, deren mit Reservestoffen angefüllte Gewebe einen sehr tiefen Gefrierpunkt haben, schützen die so zeitig sich entwickelnde *Scilla* vor Frostbeschädigungen.

Die eiförmige, 1—2 cm dicke Zwiebel ist außen von silbergrauen bis graubraunen Häuten, den älteren und erschöpften Zwiebelschuppen, umgeben. Zu Anfang März fand sie Woodhead (a. a. O.) sehr schlank; gegen Mitte April waren die Laubblätter stark gewachsen, das äußere Schuppenblatt war entleert und zusammengefallen, die Basen der inneren Blätter hatten sich verdickt; gegen Ende April war die äußere Schuppe meist gänzlich verschwunden, und die Zwiebel hatte ihre ovale Gestalt angenommen. Jetzt waren am Zwiebelgrunde zweierlei Wurzeln entwickelt, mehrere dünne Faserwurzeln und 1—2 dicke, saftige, später sich runzelnde Zugwurzeln. Die Abtrennung der grünen Spreite der Laubblätter von dem unteren, sich zur Schuppe ausbildenden Teil wird durch die Ausbildung einer Trennungsschicht vermittelt, wie sie unter den Monokotyledonen noch bei *Narcissus*, *Galanthus* und *Leucoium* von Parkin (nach Woodhead a. a. O.) beobachtet worden ist.

Die Laubblätter sind in der Regel in der Zahl von 5 oder 6 vorhanden, von linealischer, tief rinniger Gestalt, bis über 1 cm breit. An Exemplaren normaler Standorte in lichtem Baumschatten sind sie lebhaft grün gefärbt und zeigen an der Epidermis ihrer Oberseite eine gut entwickelte, fein gerunzelte Cuticula (Fig. 318 a). Unter dieser liegen 2 Reihen Chlorophyllparenchymzellen, während an die Epidermis der Unterseite eine solche grenzt; die inneren Mesophyllzellen enthalten wenig oder gar kein Chlorophyll und wohl entwickelte Lufträume zwischen den Gefäßbündeln, von denen auf jeder Seite der Mittelrippe noch 3 vorhanden sind. Im Jugendzustand findet man an der Stelle einer solchen Luftlücke eine farblose, rundliche Zelle, die sich später vergrößert und schließlich zerreißt; in diesen Prozeß werden bisweilen, besonders in der Umgebung der Mittelrippe, auch noch einige

benachbarte Zellen hineingezogen. Im tiefen Buchenschatten wachsende Pflanzen, die ein schwächliches Aussehen haben, oft Spuren teilweiser Verspillerung, auch armblütige Blütenstände und Blüten von blasser Farbe zeigen, haben schmälere und dünnere Blätter von gelblichgrüner Farbe. Deren Epidermis (Fig. 318 b) hat eine sehr dünne und nicht gerunzelte Cuticula, an der Blattoberseite ist nur eine Lage von Chlorophyllparenchym vorhanden und zwischen den Gefäßbündeln hat sich aus der runden, farblosen Zelle keine Luftlücke entwickelt. Solche Pflanzen, die unter geringer Beschattung an Stellen früherer Wälder oder in Hecken gewachsen sind, besitzen breitere, dickere und dunkler grün gefärbte Blätter. An diesen zeigt die Epidermis eine dicke, geschichtete und stark runzelige Cuticula (Fig. 318 d) und

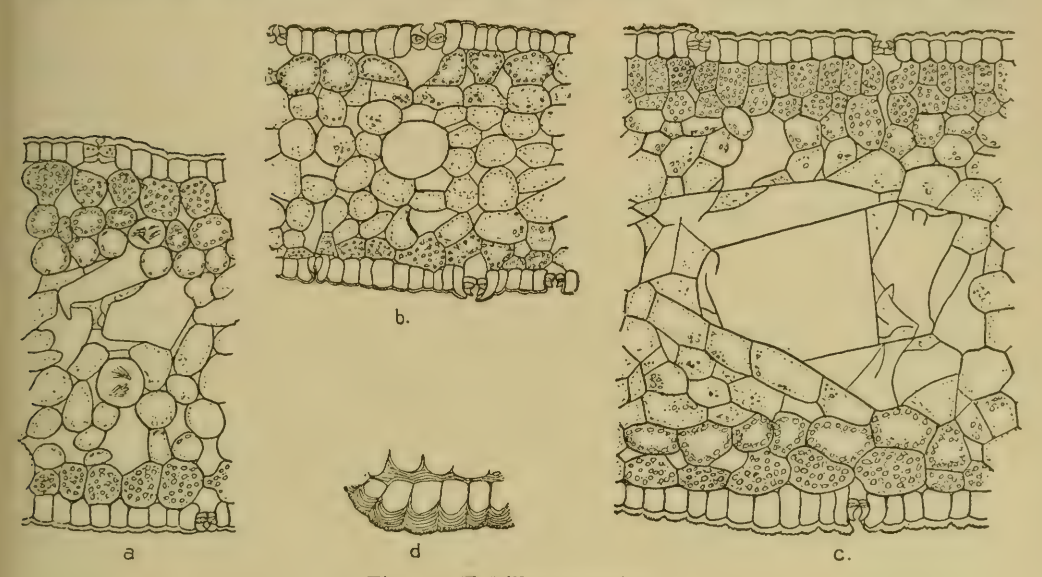


Fig. 318. *Scilla non scripta.*
Blatt-Querschnitte: a von normalem, b von sehr schattigem, c von sonnigem Standort; d Epidermiszellen über der Mittelrippe von c. 150 : 1. (Nach Woodhead.)

ist bisweilen stellenweise zweischichtig, sodaß die untere Schicht ein weitzelliges Wassergewebe bildet; Gefäßbündel sind jederseits 4—6 vorhanden, zwischen ihnen große Luftlücken; auch an der Unterseite liegen 2 Schichten Grüngewebe; die Spaltöffnungen sind gewöhnlich tief eingesenkt (Fig. 318 c).

Gegenüber den anderen Arten der Gattung zeigt *S. non scripta* infolge ihres abweichenden Blütenbaues einige Besonderheiten der Bestäubungseinrichtung. Die im April oder Mai entwickelte Infloreszenz bildet eine einseitswendige vielblütige Traube, an der neben den fast 2 cm langen Tragblättern sich auch regelmäßig je ein kürzeres Vorblatt ausbildet. Die Blüteneinrichtung wurde von Loew (118. II, S. 235) und von Kirchner (im Mai 1901 und 1902) an kultivierten Exemplaren untersucht (Fig. 317). Die hell blauvioletten Perigonblätter sind 14—17 mm lang und etwa 3—3,5 mm breit; der untere röhrig-glockige Teil des Perigons ist etwa 10 mm lang und 5—6 mm breit. Die Staubblätter sind abwechselnd in ungleicher Höhe am Grunde der Perigonblätter befestigt und auch mit ihren Antheren ragen die äußeren um etwa 2—3 mm über die inneren empor. Das hellblaue Pistill ist 8—9 mm hoch und hat einen 3 mm langen Griffel, dessen stark papillöse weißliche Narbe ungefähr in gleichem Niveau mit den unteren Antheren steht; doch verlängert sich der Griffel bisweilen so, daß die Narbe mit den höheren Antheren gleich hoch steht oder sie

sogar etwas überragt. Kirchner fand die Blüten homogam oder schwach protogyn; Autogamie ist bei der Nähe der Geschlechtsorgane nicht ausgeschlossen. Im Berliner botan. Garten beobachtete Loew als Blütenbesucher an 8 *Scilla*-Arten, unter denen sich auch *S. non scripta* befand, vorzugsweise Honigbienen, ferner einen Tagfalter und Pollen fressende Fliegen. Gegenüber den Arten mit sternförmig ausgebreitetem Perigon erfordert *S. non scripta* zur Ausbeutung des Nektars jedenfalls eine größere Rüssellänge der Besucher und erscheint deshalb in höherem Grade eutrop.

Da die Samen unserer Art keine Nabelgeschwulst besitzen, wird man anemochore Verbreitung für sie annehmen dürfen, obwohl besondere Beobachtungen hierüber nicht vorliegen.

19. Gattung. **Ornithogalum L. Milchstern.**

(Bearbeitet von P. Graebner und O. Kirchner.)

1. Sektion. ***Heliocharmos*** Baker.

79. Ornithogalum comosum L. Schopfiger Milchstern. 80. O. montanum Cyr. Berg-M. 81. O. tenuifolium Guss. Dünnblätteriger M. 82. O. umbellatum L. Doldiger M. 83. O. refractum Kit. Zurückgebogener M. 84. O. nanum Sibth. u. Sm. Zwergiger M.

Die Arten der Sektion *Heliocharmos* sind, soweit sie in morphologischer Hinsicht studiert sind, einander im Aufbau sehr ähnlich; viele von ihnen ähneln einander, wenigstens in gewissen Gegenden so sehr, daß sie schwer unterscheidbar werden. *O. comosum* zeichnet sich dadurch aus, daß der Blütenstand zur Blütezeit nur oberwärts doldenähnlich ist, die unteren Blüten aber entfernt stehen, sodaß der Blütenstand im ganzen eiförmig bis länglich erscheint. Bei den übrigen hier genannten Arten sieht er wenigstens zur Blütezeit deutlich doldig aus, doch rücken bei einigen, besonders der langstengeligen Arten, mit dem fortschreitenden Aufblühen die unteren Blüten bald von den oberen ab. Für *O. nanum* (und das im Gebiet nicht ursprünglich einheimische *O. montanum*), dessen Verbreitungsgebiet an der Adria die Grenze unseres Gebietes eben noch berührt, ist es charakteristisch, daß seinen Blättern der silberig-weiße Mittelstreif auf der Oberseite fehlt, der bei den meisten Arten der Gattung vorhanden ist. Nach dem Abblühen schließt sich diese Art der nächstverwandten Gesamtart *O. refractum* darin an, daß sich die unteren Fruchtstiele stark zurückbiegen. Bei dem Haupt-Formenschwarm der Sektion, der durch die Gesamtart *O. umbellatum* gebildet wird, bleiben die Blütenstiele auch zur Fruchtzeit aufrecht oder höchstens wagrecht; nur selten (bei *O. divergens*) sind sie schwach zurückgebogen, aber nie zurückgebrochen. Unter den Arten der eben genannten Gesamtart wird das bereits in Bosnien und der Hercegovina einheimische, auf Grasplätzen in Schlesien eingebürgerte *O. montanum* von den ursprünglich heimischen Arten durch seine stets über 1 cm breiten Blätter unterschieden. *O. tenuifolium* ist durch schmal-linealische, nur 1—3 mm breite Blätter, deren oberseitiger, weißlicher Mittelstreif wegen dieser Schmalheit einigermaßen undeutlich wird, sehr auffällig und besitzt Hochblätter mit ziemlich breit lanzettlichem Grunde. Das typische *O. umbellatum* hat meist breitere (bis 5 mm breite) Blätter mit deutlichem weißen Mittelstreif und meist linealische Hochblätter. Das im Gebiet einheimische typische *O. refractum* bleibt niedrig, hat aber stets einen deutlich entwickelten Stengel und schmal-linealische, kaum über 3 mm breite Blätter.

O. comosum (Fig. 319), dessen Hauptverbreitungsgebiet im südöstlichen Europa liegt, wo es trockene Wiesen, Hügel und Abhänge bewohnt, strahlt als Angehöriger der pontischen Flora nicht weit in unser Gebiet hinein; es dringt an der Adria über Istrien und das Küstenland bis nach Niederösterreich, nach Wien und zum

Fig. 319. *Ornithogalum comosum.*
Habitusbild, 1 : 1. (Nach Reichenbach.)

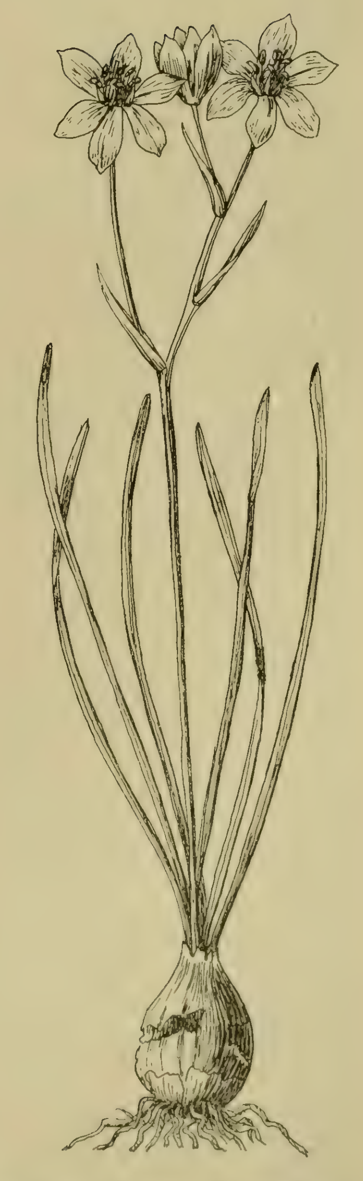


Fig. 320. *Ornithogalum tenuifolium.*
Habitusbild, 1 : 1. (Nach Reichenbach.)

Steinfeld hin, vor; im Küstenland ist es nach Marchesetti bis zu 800 m Höhe beobachtet worden. Außerhalb des Gebietes ist die Art in Ungarn und Kroatien, ferner durch Dalmatien, die Hercegovina und den größten Teil der übrigen Balkanhalbinsel verbreitet, ebenso in Italien und Nordafrika. *O. tenuifolium* (Fig. 320) ist gleichfalls ein Bewohner trockener Gebiete und Gelände; es wächst zumeist an grasigen Plätzen, auf Bergwiesen, an Abhängen und anderen trockenen Orten, und ist sicherlich ursprünglich auch nur im südlichen und südöstlichen Gebiet heimisch. Die Grenzen seiner ehemaligen Verbreitung lassen sich nicht genau feststellen, zumal es früher meist mit *O. umbellatum* verwechselt wurde. Es wurde öfter als Zierpflanze verwendet, und auch Heilwirkungen wurden ihm anscheinend nachgerühmt; deshalb ist es selbst im nördlichen Deutschland in Gärten und auf Kulturland stellenweise eingebürgert. Wie weit sein Vorkommen im mittleren und südlichen Deutschland gleichfalls dieser Quelle entspringt, ist nicht sicher. Seine Unterart *O. Kochii* Parl., die sich durch einen besonders deutlichen Mittelstreifen der Blätter auszeichnet, ist innerhalb des Gebietes nur aus Krain, dem Küstenlande und Istrien bekannt; außerdem ist sie noch auf der nordwestlichen Balkanhalbinsel verbreitet. Eine dieser Unterart sehr nahestehende Pflanze, die Rasse *monticola* (Jord. u. Fourr.), ist bisher nur in Savoyen beobachtet und wächst dort merkwürdiger Weise an Salinen (bei Moutiers); diese Pflanze ist durch zahlreiche Nebenzwiebeln und fast gestielte Blätter recht ausgezeichnet. Die Art selbst hat ein viel ausgebreiteteres Wohngebiet als ihre genannten Formen: außerhalb unseres Gebietes bewohnt sie fast alle Mediterrangegenden und strahlt (ob als wilde Pflanze?) bis nach Frankreich und ziemlich weit nach Rußland hinein.

O. umbellatum (Fig. 321, 1) ist im ganzen wenig wählerisch bezüglich seiner Standorte; wir finden es bei uns sowohl in ursprünglichen Vegetationsformationen als auch in Kultur- und Halbkulturformationen, und zwar sehr vorwiegend in den letzteren. In wilden Formationen wächst die Art sowohl an trockenen als an mäßig feuchten Stellen, auf trockeneren Wiesen, an den Abhängen sonniger Diluvial-Hügel, hier vorzugsweise zwischen und unter Gebüsch. Die hauptsächlichsten Standorte, namentlich wo die Art oft sehr gesellig bis fast bestandbildend vorkommt, sind Äcker, Wegränder, Gartenland u. ä. Besonders auf Äckern und in Gärten wird sie durch Umpflügen oder Umgraben reichlich verbreitet und kann lästig werden. Weil dabei ihre Nebenzwiebeln von den Hauptzwiebeln entfernt und aus der Konkurrenzzone gebracht und gekräftigt werden, gehört sie zu den wenigen ausdauernden Kräutern, die als Ackerunkräuter eine erhebliche Rolle spielen können. Abgesehen von der Verschleppung mit den Kulturpflanzen ist ihr Verbreitungsgebiet sicher dadurch sehr stark vergrößert worden, daß sie seit langer Zeit als Zierpflanze in Bauerngärten usw. angepflanzt wurde und noch wird. Wirklich einheimisch scheint *O. umbellatum* nur im südlichen Europa sein, und in unserem Gebiet dürfte sich seine ursprüngliche Verbreitung etwa auf den Südabhang der Alpen und die sich südöstlich anschließenden Teile beschränken; dort ist es im Wallis bis zu 900 m und in Südtirol sogar bis etwa 1500 m Meereshöhe beobachtet worden. Gegen die klimatischen Gegensätze unseres Gebietes scheint es ziemlich unempfindlich zu sein, denn es ist in den letzten Jahrzehnten auf den Nordseeinseln und sogar auf Helgoland angetroffen worden. Außerhalb des Gebietes hat *O. umbellatum* eine weite Verbreitung. Die Länder des Nordens und Westens hat es sich zweifellos als Kulturflüchtling oder als Einwanderer erobert, so die südlichen Teile der Skandinavischen Halbinsel, Dänemark, die Britischen Inseln und Frankreich; ursprünglich dürfte es sein auf der Iberischen Halbinsel, in Italien, auf der Balkanhalbinsel, im mittleren und südlichen Rußland. Außerhalb Europas bewohnt die Art den Kaukasus, den vorderasiatischen Orient und Nordafrika. Die Pflanze würde sich danach als typischer ursprünglicher Bewohner des Mittelmeergebietes im weiteren Sinne erweisen. Von den Unterarten

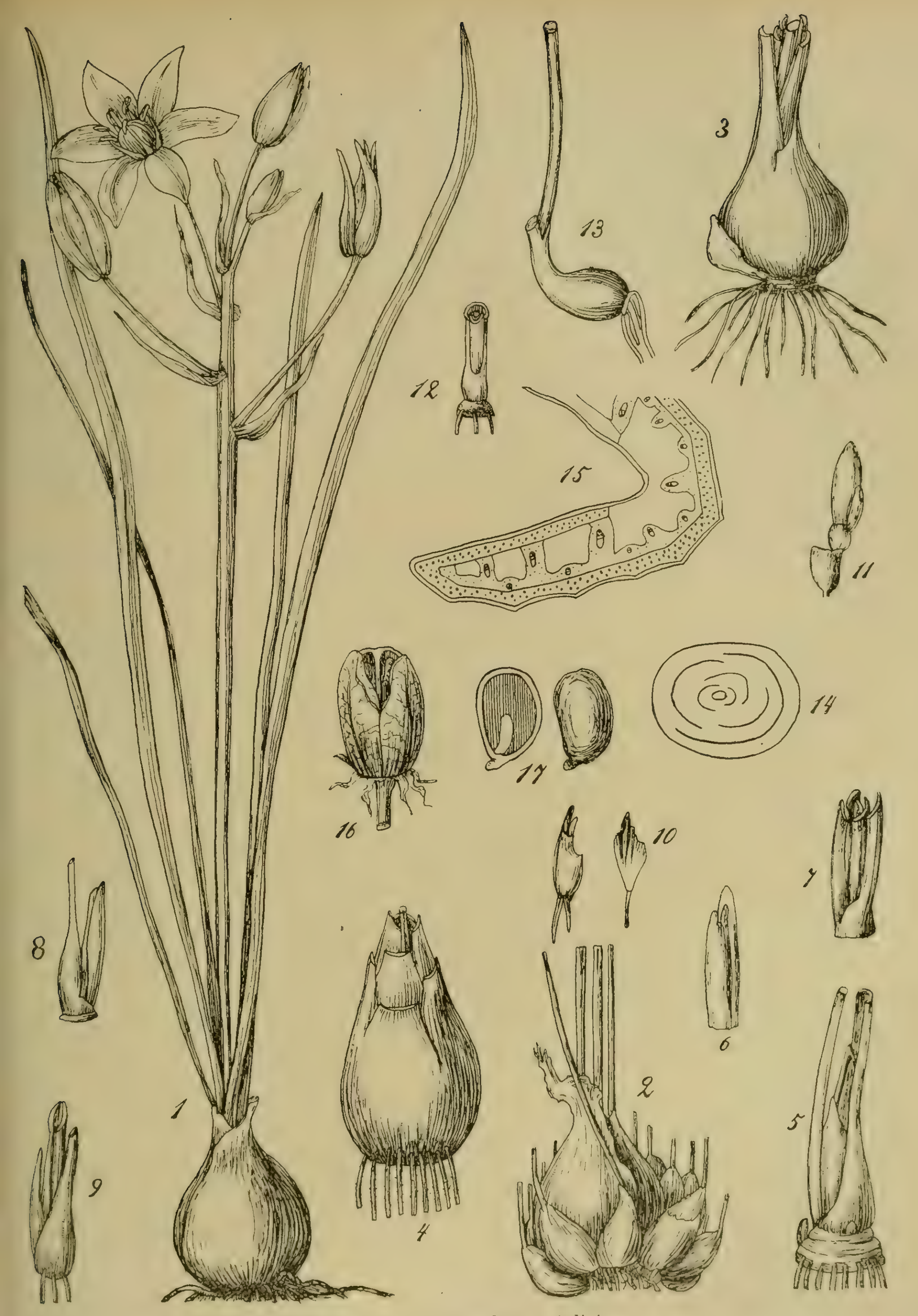


Fig. 321. *Ornithogalum umbellatum.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Zwiebel mit zahlreichen Nebenzwiebeln, 1 : 1. 3 Zwiebel mit einer Nebenzwiebel, 1 : 1. 4 Zwiebel im Herbst nach Entfernung der abgestorbenen Hüllen, 1 : 1. 5 Dieselbe nach Entfernung aller fleischigen Hüllen bis auf die innerste, die den alten Blütenstengel umfaßt, 1 : 1. 6 Eine Hauptknospe, 1 : 1. 7 Blühbare Pflanze im Frühling, die Blätter abgeschnitten, Blütenstand noch nicht sichtbar, verkl. 8 Dieselbe nach Entfernung der fleischigen Hüllen, verkl. 9 Ebensolche mit häutigem Vorblatt, verkl. 10 Nebenzwiebel und ihr Längsschnitt, 1 : 1. 11 Seltene Form der Nebenzwiebel, 1 : 1. 12 Innerstes Laubblatt, den Stengel umfassend, verkl. 13 Austreibende Nebenzwiebel, 1 : 1. 14 Querschnitt durch den oberen Teil einer großen Zwiebel, verkl. 15 Querschnitt durch ein Laubblatt, 15 : 1. 16 Frucht, 2 : 1. 17 Samen von außen und im Längsschnitt, ca. 5 : 1. (1, 16, 17 nach Reichenbach, die Zwiebel nach der Natur, 3, 13, 15 nach Raunkiär, 4—12, 14 nach Irmisch, 2 Orig.)

des vielgestaltigen *O. umbellatum* kommt im Gebiet nur noch *O. divergens* Boreau vor; diese durch linealische weitrinnige, bis 6 mm breite Blätter, sehr große, bis 2 cm lange Perigonblätter und eine scharfkantige Frucht ausgezeichnete Pflanze wächst im subalpinen Landstrich von Südtirol bis Istrien und ist außerdem in Frankreich, Italien mit den Inseln und Griechenland verbreitet.

O. refractum lebt namentlich auf sandigen Hügeln als ursprünglichem Standort, geht aber auch zahlreich auf die Kulturformationen über, soweit sie trockeneren Boden aufweisen, wie Äcker, Weinberge, Eisenbahndämme. Als typisches Mitglied der pontischen Flora berührt es unser Gebiet nur im äußersten Südosten, wo es das Küstenland und Istrien bewohnt. Außerhalb des Gebietes wächst es in Ungarn, Siebenbürgen und den meisten Ländern der Balkanhalbinsel; die Grenzen Europas überschreitet es nur im Kaukasus.

O. nanum betritt gleichfalls nur an der Adria die äußersten Grenzen des Gebietes. Es wächst vorzugsweise an sonnigen Abhängen, trockenen grasigen Plätzen oder zwischen Steinen und Gerölle; auf Kulturland scheint es nicht oder doch selten überzugehen. Sonst ist die Art fast auf der ganzen Balkanhalbinsel, in Südrußland und in Vorderasien verbreitet.

Die Zwiebeln der Arten unserer Sektion besitzen wenig charakteristische Unterschiede; meist sind sie eiförmig bis kugelig und von dünnen feinen Häuten umgeben. Die von *O. comosum* ist eiförmig bis länglich-eiförmig (Fig. 319) und bis etwa 2,5 cm dick; ihre Häute sind meist weißlich, färben sich aber je nach der Bodenart, in der sie wachsen, auch braun bis fast schwärzlich. Die Zwiebel von *O. montanum* ist ähnlich, ihre weißlichen Häute werden zuletzt auch oft graubraun. Bis 3 cm dick ist die von *O. tenuifolium* (Fig. 320), dessen Abart *millegranum* Janka zahlreiche Nebenzwiebeln besitzt. Die Zwiebel von *O. umbellatum* (Fig. 321, 1—4) ist meist ungefähr kugelig, wird aber bei dichtem Stande der Exemplare auf schwerem Boden auch schmäler und eiförmig; meist ist sie bis 3 cm dick und von zahlreichen Nebenzwiebeln umgeben. Bei der var. *Joannensis* (Jord. u. Fourr.) mit eiförmiger Zwiebel fehlen diese letzteren indessen fast ganz. Ein anderes Extrem wird durch die Unterart *O. paterfamilias* gebildet, welche ihren Namen der Eigentümlichkeit verdankt, daß die große dicke, fast kugelige Zwiebel rings von sehr zahlreichen Nebenzwiebeln umgeben ist, sodaß sie wie in einem Nest von kleineren Zwiebeln zu sitzen scheint; daher ist hier die vegetative Vermehrung sehr ausgiebig, wenn die Zwiebeln voneinander getrennt werden. Sonst geht schließlich die Hauptzwiebel zugrunde, und die sich gegenseitig drängenden Nebenzwiebeln ergeben, wie es früher für *Gagea* beschrieben wurde, einen Rasen von Laubblättern. Der Grad der Entwicklung, den die Nebenzwiebeln im Jahre ihrer Entstehung erreichen, ist bei den einzelnen Formen des *O. umbellatum* sehr verschieden. Beim Typus der Art kräftigen sie sich oft noch so weit, daß sie breite, wohl entwickelte Laubblätter hervorbringen; bei anderen Formen, so bei der Unterart *O. divergens*, erzeugen sie vor ihrer Abtrennung anscheinend nie Laubblätter; bei *O. paterfamilias* treibt nur ein Teil der Nebenzwiebeln sogleich Blätter, die übrigen bleiben ohne solche. *O. refractum* schließt sich bezüglich der Zwiebelbildung dem wohl sicher verwandten *O. divergens* an; die eiförmige, bis etwa 3 cm dicke Zwiebel erzeugt zahlreiche Nebenzwiebeln, die z. T. gestielt sind, aber keine Laubblätter erzeugen. Die rundlich-eiförmige bis fast kugelige Zwiebel von *O. nanum* wird bis über 2 cm dick und bringt nur ausnahmsweise Nebenzwiebeln hervor.

Die ruhende Zwiebel, wie man sie im Spätsommer findet, besteht bei allen Arten aus fleischigen Schuppenblättern, die das Zwiebelinnere konzentrisch umfassen (Fig. 322), aber nicht völlig frei, sondern an den Rändern so miteinander verbunden sind, daß die Blattmitte frei bleibt und die Innen-(Ober-)Seite des Randes jeder äußeren Zwiebelschuppe mit der Außen-(Unter-)Seite des nächstinneren Blattes verbunden ist; die nicht verbundenen Teile der Schuppenblätter zeigen eine glatte bis blanke

Oberfläche. Außen ist die Zwiebel nur mit spärlichen Resten vorjähriger Blätter bedeckt, sodaß die inneren fleischigen Teile meist deutlich sichtbar sind. Entfernt man die fleischigen Schuppen bis zum Reste des letztjährigen Blütenstengels, so bemerkt man an dessen Grunde noch ein letztes schmales Schuppenblatt, welches mit ganz kurzem Grunde den Blütenstengel umfaßt und sich dann unter plötzlichem Zurücktreten seines Randes in einen rinnenförmigen Halsteil verschmälert (Fig. 321,5). Auch dieses innerste Schuppenblatt besitzt, wie alle übrigen, an seiner Spitze eine Narbe, an der die zugehörige Blattspreite gesessen hatte. Zwischen diesem Blatt und dem Blütenstengel entspringen in der Blattachsel die Anfänge der nächstjährigen Zwiebel, die im Herbst schon deutlich angelegt ist. Aus dem Zwiebelgrunde dieses Teiles entstehen schon im Spätsommer die jungen Wurzeln, die den älteren Teil des Zwiebelbodens bereits durchbrochen haben.



Fig. 322. *Ornithogalum umbellatum.* Querschnitt durch eine ausgewachsene Zwiebel, vergr. (Orig. Loew.)

Die junge Zwiebel beginnt mit einem sie nicht ganz umschließenden häutigen Schuppenblatt, welches mit seinem Rücken an den letztjährigen Blütenstengel angelehnt steht und gegen die Spitze hin, aus der die übrige Zwiebel hervorragt, plötzlich oder allmählich pfriemlich verschmälert ist (vergl. *Gagea*). Hie und da gelangen 2 solche Schuppenblätter zur Ausbildung. Darauf folgen sogleich die jungen Laubblätter, die zwar in diesem Zustand der Zwiebel (Fig. 321, 6) noch sehr klein sind, aber bereits eine deutliche Spreite erkennen lassen, die an den äußersten Blättern sogar ergrünt ist. Zwischen Schuppen- und Laubblättern fand Irmisch keine Übergänge. Der Scheidenteil der jungen Laubblätter ist jetzt noch sehr kurz (Fig. 321, 8), beginnt aber bereits an den Rändern mit den übrigen Blättern zu verwachsen. Das innerste Laubblatt umschließt den schon ganz deutlich ausgegliederten Blütenstand, an dessen Grunde bereits das Knöspchen für die übernächstjährige Zwiebel angelegt ist. Nach den Untersuchungen von Irmisch sind hier also 3 Achsen miteinander vereinigt. Während des Winters strecken sich die Blätter der 2. Achse und ihre Spreiten erscheinen im Frühjahr über der Erde, zunächst den Blütenstand einhüllend; ihre Scheiden werden höher und dicker und bilden sich zu typischen Speicherzwiebelschuppen aus. Die im letzten Herbst fleischig gewesenen Zwiebelschuppen verschrumpfen allmählich und sind nach der Blütezeit bis auf die dünnen äußeren Häutchen der Zwiebel aufgezehrt; die diesjährigen Blattspreiten welken schon bei oder bald nach der Blütezeit.

Im Sommer oder Herbst findet man fast regelmäßig wenigstens in den Achseln der unteren Schuppen einer größeren Zwiebel kleine Knospen. Ihre Zahl ist beim typischen *O. umbellatum* nur klein, und nur wenige entwickeln sich zu einer Zwiebel; bei anderen Formen ist die Zahl der Knospen oft sehr groß und die Hauptzwiebel völlig von kleinen Brutzwiebeln umgeben. Diese Nebenzwiebeln (Fig. 321,13) beginnen entweder mit einem ziemlich fleischigen niedrigen Scheidenblatt, welches mehrere Laubblätter umschließt, oder ein solches Scheidenblatt fehlt und das ganze Zwiebelchen wird nur aus den Scheiden von Laubblättern gebildet. Nach Irmisch stehen gewöhnlich die nur aus Laubblättern gebildeten Zwiebelchen in den Achseln

der unteren Zwiebelschuppen, die mit fleischigem Niederblatt versehenen in denen der oberen. Blühende Zwiebeln beginnen fast stets mit einem Laubblatt mit geschlossener Scheide. Die reichliche Ausbildung von Nebenzwiebeln trägt nach Irmisch sehr zur schnellen Aussaugung der fleischigen Schuppen der Hauptzwiebel bei.

An noch nicht blühenden Zwiebeln ist die neue Hauptzwiebel endständig (87, S. 70); auch bei ihnen beginnt jede neue Sproßgeneration eines Jahres mit einem spreitelosen Niederblatt (Vorblatt) oder mit einem spreitetragenden Laubblatt. Die Spreite des innersten Blattes einer nicht blühenden Zwiebel ist stets fast stielrund, also sehr schmal, besitzt aber am Grunde wie die übrigen eine geschlossene Scheide mit der endständigen Knospe für das nächste Jahr. Bei jüngeren Zwiebeln ist die Verwachsung der Schuppen ziemlich gering und meist auf ihren unteren Teil beschränkt (87, S. 71).

Fig. 323. *Ornithogalum nanum.*
1 Im Oktober bereits beblätterte Zwiebel, 1 : 1. 2 Dieselbe nach Entfernung der äußersten Hüllen und Ausbreitung der übrigen Blätter, in der Mitte der nächstjährige Blütenstand sichtbar gemacht, 1 : 1. (Orig.)

Irmisch vergleicht den gesamten Aufbau der Zwiebel mit dem von *Fritillaria*, doch ist deren Zwiebel lediglich aus Schuppen- (also Nieder-)Blättern gebildet, während bei *Ornithogalum* außer dem Vorblatte alle Zwiebelschuppen die Scheidenteile von Laubblättern sind. Doch wird die Ähnlichkeit dadurch größer, daß auch bei *Fritillaria* der obere Teil derjenigen Blätter, die zu Speicherorganen werden, abstirbt, eine Eigentümlichkeit, die bei *Gagea* und *Tulipa* nicht zu finden ist.

Bei *O. nanum* (Fig. 323) waren Ende Oktober die Wurzeln an den Zwiebeln wohl entwickelt, sie hatten eine Länge von 6—9 cm erreicht und waren nur in der Nähe ihrer Spitze stärker verzweigt. Die bis zu 9 entwickelten Blätter hatten eine Länge von 4—12 cm. Nach Entfernung der äußeren toten feinen Zwiebelhüllen erwies sich die äußerste lebende Schuppe als ziemlich stark ausgesogen, welk und runzelig, in ihrem oberen Teile schon ziemlich stark angegriffen und zersetzt. Die nächstinneren Zwiebelschuppen, die in ihren unteren Teilen noch derb und glänzend erschienen, waren nur an der Spitze, an den Ansatzstellen der vorjährigen Blattspreiten, etwas gebräunt, oberwärts und am Rande häutig; sie umgaben die Zwiebel höchstens bis zur Hälfte. Solcher deutlich als scheidenartig verbreiterte Blattbasen kenntliche Schuppen ließen sich 6—7 ablösen; sie wurden zunächst von außen nach innen derber und breiter, die 5. oder 6. war die kräftigste, die inneren oder die innerste wieder dünner. Der innersten Schuppe gegenüber steht, noch lebend aber flachgedrückt, der vorjährige Blütenstengel und in der Achsel zwischen beiden die neue Zwiebel mit bereits entwickelten Blättern. Die Scheiden der jungen Blätter waren nur erst mäßig ausgebildet und schwach fleischig. Im Innern der Blattrosette sitzt von Hochblättern umgeben der schon völlig ausgebildete Blütenstand für das folgende Frühjahr; neben ihm, in der Achsel des innersten kürzesten Laubblattes steht die Knospe für die 3. Sproßgeneration.

Der Stengel ist in dieser Gruppe in sehr verschiedener Weise entwickelt. Bei den in die kühleren Teile des Gebietes hineinragenden und bei den mäßig feuchte, grasige Formationen bewohnenden Arten sind die Stengel meist deutlich gestreckt; so bei dem ziemlich kräftigen *O. comosum* meist auf 10—20, ja 30 cm. Doch finden sich auch Abänderungen dieser Art, die trockene Hügel des Mittelmeergebietes bewohnen, deren Stengel nur sehr kurz bleibt (var. *contortum* Ten.) und auch nicht besonders dick wird; bei anderen (var. *saxatile* Vis.) auf steinigem Boden wachsenden ist er dick und kräftig. Die durchschnittliche Länge des Stengels von *O. montanum* und *O. refractum* beträgt etwa 10 cm oder etwas mehr; bei den meisten Formen von *O. tenuifolium* wird dieses Maß kaum erreicht, nur die Rasse *monticola* der Unterart *Kochii* wird durchschnittlich höher. Die Formen von *O. umbellatum* zeigen sehr verschiedene Längen- und Dickenmaße der Stengel; je nach dem Standort schwankt ihre Länge zwischen 15 und (an feuchteren grasigen halbschattigen Orten) 30 cm, welch letztere von der kräftigen Unterart *O. divergens* häufig erreicht werden. Fast unmerklich gehen die mit verlängerten Stengeln versehenen Arten, deren Blütenstände nur ausnahmsweise an ganz ungünstigen, sehr trockenen Orten unmittelbar über dem Boden aufzusitzen scheinen, in eine besonders in den trockenen Teilen des südöstlichen Europa verbreitete Gruppe über, deren Arten eine fortschreitende Verkürzung des Stengels erkennen lassen. Von den an der Adria unser Gebiet betretenden Arten hat *O. refractum* noch einen kurzen bis sehr kurzen Stengel, bei *O. nanum* aber ist keine Spur eines solchen über der Erde zu erkennen, sondern alle Blüten sitzen scheinbar unmittelbar auf dem Boden. Diese Stengelverkürzung, die ja auch bei Steppengebiete bewohnenden *Allium*-, *Iris*-Arten u. a. zu beobachten ist, muß zweifellos als eine Anpassung an die zeitig im Frühsommer eintretende trockene Hitze angesehen werden. Hand in Hand mit dieser eigenartigen Tracht geht bei den Zwiebel- und Knollengewächsen des Mittelmeergebietes, des südöstlichen Europa und des Orientes sehr häufig die Erscheinung, daß die Entwicklung der Blätter bereits im Herbst erfolgt; auch *O. nanum* ist schon Ende September und im Oktober voll belaubt. Da diese Blätter normaler Weise den Winter überdauern, so liegt in dieser ökologischen Eigentümlichkeit ein Hindernis für das gute Gedeihen solcher Arten in den kälteren und zugleich feuchteren nördlichen Gebieten.

Der anatomische Bau des Stengels schließt sich eng an den von *Allium* und *Anthericus* an. Im Mark finden sich ziemlich unregelmäßig oder schwach kreis-

förmig angeordnet ziemlich starke, längs verlaufende Gefäßbündel; nach außen ist das Mark von einem Ringe mechanischer Zellen umgeben, die je nach den Ansprüchen, die an die Festigkeit der Stengel gemacht werden, eine verschiedenartige Ausbildung zeigen. Bei den Arten der Steppengebiete und steppenartiger Formationen ist die Versteifung der Stengel oft so kräftig, daß die trockenen Fruchtstände als starre Gebilde erhalten bleiben; auch von *O. umbellatum* finden sich an trockenen Orten starre eintrocknende Stengel. Je feuchter aber und namentlich je schattiger der Standort ist, desto schwächer wird die mechanische Verstärkung; dann fallen beim Welken die schlaff gewordenen Stengel um und verwesen bald völlig, sodaß nur die einzelnen Früchte am Boden liegen bleiben.

Die Blätter der meisten *Ornithogalum*-Arten sind durch einen silberweißen Streifen auf ihrer Oberseite ausgezeichnet; er kommt dadurch zustande, daß die Mitte des Blattes oberseits von weiten inneren Luftgängen begleitet wird (Fig. 321,15). Bei einigen, namentlich den schmalblätterigen Formen treten die Streifen mehr und mehr zurück, und bei großen, namentlich bei mit Nebenzwiebeln versehenen Pflanzen, sind nicht selten die breiten Blätter deutlich weißstreifig, die schmalen aber wenig oder nicht. Die Blätter von *O. montanum* zeigen wegen ihrer rinnigen Gestalt keinen Streifen, obgleich sie bis 15 mm breit sind. Von den schmalblättrigen Arten hat *O. tenuifolium* mit 1 bis höchstens 4 mm breiten Blättern einen undeutlichen, *O. nanum* mit ähnlichen, aber schwach rinnigen Blättern, keinen Streifen. Ähnlich verhält sich *O. comosum*, dessen linealische Blätter flach, aber meist nur 3—4 mm breit sind, doch selbst bei einer Breite von über 1 cm fast gleichartige Färbung zeigen; die Blätter dieser Art sind von graugrüner Farbe und innerhalb der Sektion dadurch abweichend, daß sie am Rande eine, wenn auch undeutliche Wimperung tragen. Die Blätter der breitblättrigen Arten sind meist weitrinnig oder später gewöhnlich flach, sodaß ihr weißer Mittelstreif oft sehr stark ins Auge fällt. Auch einige schmalblätterigen Arten und Formen behalten indessen den Streifen, so die meist nicht über 3 mm breiten Blätter der Unterart *Kochii* von *O. umbellatum*, die allerdings trotz der Schmalheit weitrinnig sind; ähnlich verhält sich auch *O. refractum*. Die breitesten Blätter (bis zu 15 mm) finden sich bei *O. montanum*, die schmalsten, fast fadenförmigen bei der Abart *trichophyllum* Boiss. von *O. tenuifolium*.

Die Zahl der Blätter, die den Blütenstand am Grunde umgeben, beträgt bei den meisten Arten, wie *O. comosum*, *O. montanum*, *O. tenuifolium* und *O. nanum*, 5—6, bei *O. Kochii* und *O. refractum* zumeist 6—8, und bei manchen Formen von *O. umbellatum* bis zu 9.

Eine auch in anderen Familien wiederkehrende Erscheinung, daß nämlich die Blätter nicht gerade gestreckt oder einfach gekrümmt, sondern gedreht bis lockenartig gewunden sind, kommt bei verschiedenen *Ornithogalum*-Arten vor, am ausgeprägtesten bei *O. umbellatum* var. *contortum* (Ten.), einer Form trockener Hügel des Mediterrangebietes [1]); es scheint, als ob Feuchtigkeits- oder Temperaturschwankungen während der Wachstumszeit, die zur Ausbildung ungleicher Druckverhältnisse führen, den Grund für diese Erscheinung abgäben.

Die Lebensdauer der Blätter ist recht verschieden. Bei der oben erwähnten Eigentümlichkeit von *O. nanum* handelt es sich zweifellos um eine erblich fixierte Eigenschaft, da sie auch unter den abweichendsten Verhältnissen in der Kultur der botanischen Gärten selbst des nördlichen Gebietes beibehalten wird. Bei anderen Arten dürfte die Dauer der Blätter vielfach von äußeren Verhältnissen abhängig sein. So sterben z. B. die Blätter der Form *millegranum* (Janka) von *O. tenuifolium* sehr zeitig, oft schon vor der Vollblüte, ab; diese Form besitzt eine starke vegetative

[1]) In der deutschen Flora ist diese Eigentümlichkeit besonders bei der Dünen, also auch sehr trockene Orte, bewohnenden Form von *Carex arenaria* sehr ausgebildet.

Vermehrung durch Nebenzwiebeln bei zurücktretender geschlechtlicher Fortpflanzung und dieses Moment scheint nach Analogie mit anderen Zwiebel- und Knollengewächsen das Absterben der Blätter zu beschleunigen. In anderen Fällen beeinflussen Standortsverhältnisse die Dauer der Blätter; so verhalten sich die Formen von *O. umbellatum* in dieser Hinsicht sehr verschieden: neben sehr hinfälligen und lange ruhenden finden sich nicht selten solche, deren Blätter, wenigstens in ihren oberen Teilen, bereits im Herbst erscheinen und den Winter überdauern.

Der anatomische Bau der Blätter ist von dem gewöhnlichen *Liliaceen*-Typus wenigstens bei denjenigen Arten sehr abweichend, die auf ihrer Blattoberseite den weißen oder weißlichen Mittelstreifen besitzen. Unterhalb der Epidermis findet man ringsum eine starke Lage von grünem Blattparenchym, nur an dem weißen Mittelstreifen der Oberseite fehlt es, sodaß dort nur die Epidermis brückenartig die beiden Hälften des Grüngewebes verbindet (Fig. 321,15). So nehmen die *Ornithogalum*-Blätter eine gewisse Mittelstellung zwischen den stielrundlichen, von einer zentralen Lufthöhlung durchzogenen und den flachen, mit wenig ausgeprägten Luftgängen versehenen der Gattungen *Allium*, *Gagea* u. a. ein. Die mehr oder weniger rinnig zusammengefalteten Blätter in der Gattung *Ornithogalum* sind ziemlich dicklich, weich und leicht zusammendrückbar. So besitzen die meisten Formen von *O. umbellatum* ziemlich flache Spreitenhälften, in deren jeder an kräftigen breiten Blättern 3 Gewebeleisten Ober- und Unterseite miteinander verbinden und zwischen sich 3 Luftkammern einschließen; der größte Luftgang befindet sich aber in der Mitte des Blattes. In den aus Parenchym gebildeten Verbindungsleisten verlaufen die größeren Längsnerven des Blattes, außerdem sind noch andere Gefäßbündel an die Innenseite des grünen Palissadengewebes der Blattunterseite angelagert, und zwar meist in jedem Luftgange eines, und an der Unterseite des großen mittleren Luftkanales liegen deren mehrere, von denen die größeren, im parenchymatischen Gewebe eingebettet, ins Innere des Luftganges vorspringen. An den beiden Blatträndern verläuft innerhalb des Palissadengewebes je ein Bündel (**154**, S. 195).

Die Blütenstände der Arten dieser Gruppe sind in ihrem Aufbau auf echte Trauben zurückzuführen. Am deutlichsten tritt diese Blütenstandsform bei *O. comosum* (Fig. 319) hervor, dessen zu 10—20, ja 30 vereinigte Blüten nur an den Spitzen des Blütenstandes doldenähnlich angeordnet scheinen, weil die jüngsten Blüten kürzer, die älteren länger gestielt sind; später, mit zunehmender Streckung der Hauptachse wird der Blütenstand eiförmig oder länglich, und seine Traubenform tritt immer mehr hervor. Er wird dann bis weit über 10 cm lang, am längsten bei der Form *saxatile* (Vis.). Je armblütiger die Formen trockener Standorte bei dieser Art werden, z. B. fa. *contortum*, desto mehr nähern sich die Blütenstände denen der folgenden Arten. Hier erscheint wenigstens zur Hauptblütezeit der Blütenstand doldenähnlich, und erst zum Schluß lassen die langstengeligen und reichblütigen Arten die Traubenform deutlich erkennen, die endlich zur Fruchtzeit vollständig ausgebildet ist; bei armblütigen Formen sieht der Blütenstand auch dann noch doldenartig aus.

Die Zahl der Blüten beträgt außer bei *O. comosum* auch bei *O. montanum* und manchen Formen von *O. umbellatum* bis zu 20 in einem Blütenstande, doch finden sich bei diesen Arten auch Formen mit nur 6—8 Blüten. Die übrigen Arten bilden überhaupt weniger Blüten aus, *O. refractum* in seinem sehr lockeren Blütenstande mitunter bis 15, die anderen nur bis 10. Sehr armblütig sind solche Formen, deren vegetative Vermehrung durch Nebenzwiebeln überwiegt; so hat z. B. *O. tenuifolium* var. *millegranum* nur 3—5 Blüten. Je nach der Streckung der Hauptachse werden die Blütenstände schlank oder breiter; so ist z. B. der von *O. refractum* zur Fruchtzeit sehr locker, der von *O. nanum* breit.

Die Tragblätter der Blüten sind bei den meisten Arten kräftig entwickelt, gewöhnlich stark weiß-hautrandig oder ganz häutig, von mehr oder weniger linea-

lischer Form mit schlanker Spitze; vielfach erreichen sie eine Länge von etwa 4 cm, wie bei *O. tenuifolium*, auch bei *O. comosum* und vielen Formen von *O. umbellatum*; etwas kürzer und lebhaft weiß sind sie bei *O. montanum*, kürzer auch bei *O. Kochii* und *O. refractum*. Ziemlich breite Hochblätter besitzt *O. tenuifolium* und namentlich *O. nanum*, wo sie über 2 cm lang, länglich-lanzettlich und deutlich aufgeblasen sind und mit ihrer Spitze über den Blütengrund hervorragen.

Die Blütenstiele spielen bei dieser Gattung in ökologischer Hinsicht oft eine wichtige Rolle, indem sie nach dem Abblühen mancherlei Anpassungen an die Samenverbreitung zeigen. Bei *O. comosum* verlängern sie sich oft auf mehr als 4 cm, behalten aber ihre Stellung ziemlich unverändert bei und bleiben aufrecht-abstehend. Dagegen führen sie bei den übrigen Arten mehr oder weniger starke Bewegungen aus. Bei *O. umbellatum* und seinen nächsten Verwandten sind die Fruchtstiele entweder aufrecht-abstehend oder sie spreizen sich wagrecht ab, erscheinen bei *O. divergens* sogar schwach zurückgekrümmt. *O. montanum* zeigt fast stets aufrecht-abstehende Fruchtstiele, doch sind die unteren bis auf 7 cm verlängert. Bei *O. tenuifolium* ist an den untersten, bis gegen 4 cm langen Stielen das Ende abwärts gebogen, sodaß die Frucht mit einem kleinen Haken auf ihrem Stiele sitzt. An den Formen des *O. umbellatum* läßt sich die mannigfaltigste Ausbildung der Blütenstiele beobachten; die kräftigen Stiele der typischen Form werden bis zu 10 cm lang und spreizen sich später meist wagrecht vom Stengel ab, die untersten neigen sich aber oft so deutlich abwärts, daß in dieser Beziehung keine scharfe Grenze gegen *O. refractum* und seine verwandten Formen zu bestehen scheint. Bei dieser Art sind die Blütenstiele nach der Blütezeit plötzlich stark abwärts gebogen, dabei untereinander ungefähr gleich lang (2,5 cm). Die untersten biegen sich sehr bald, indem sie sich S-förmig so krümmen, daß die Frucht wieder mehr oder weniger aufgerichtet steht; zuletzt sind sie meist stark zurückgebrochen. Der Grad der Biegung der Blütenstiele scheint vielfach von äußeren Verhältnissen abhängig zu sein, denn die im Dahlemer botanischen Garten, besonders die in Töpfen kultivierten Exemplare zeigten zwar schnell das Abwärts- oder Zurückbiegen der Stiele, aber meist nur eine schwache Krümmung derselben, während an den trockenen natürlichen Standorten die Krümmungserscheinung fast regelmäßig zur vollen Ausbildung gelangt. Ganz ähnlich verhält sich das kurzstengelige *O. nanum*, dessen bis etwa 2 cm lange, unten noch längere Blütenstiele sich abwärts und mit der Spitze wieder aufwärts biegen. Sowohl die geschilderten spreizenden, als die abwärts gebogenen Blütenstiele sind vortreffliche Einrichtungen für die Samenverbreitung, denn die Fruchtstände werden nach der Reife von der Zwiebel abgestoßen und hängen sich im vertrockneten Zustande leicht in die Wolle von Schafen oder werden vom Winde fortgetrieben.

Der Aufbau der Blüten bietet einfache Verhältnisse. Meistens sind die Perigonblätter länglich bis länglich-lanzettlich oder lanzettlich, auf der Oberseite milchweiß mit einem grünen Mittelstreifen und deutlich vielnervig. Nach dem Blühen fallen sie nicht ab, sondern bleiben entweder in vertrocknetem Zustande sitzen, oder vergrünen mehr und mehr und halten sich lange Zeit frisch. Bei *O. comosum* sind sie meist 13—20 mm lang, bis 5 mm breit und stumpf, bei *O. montanum* bis 15 mm lang und spitzlich oder spitz. Die von *O. tenuifolium* sind etwa 12—15 mm lang, die inneren schmäler unb spitzlich, die äußeren 4 mm breit und stumpflich, bei der Unterart *Kochii* ganz stumpf und etwas stachelspitzig. Die verschiedenen Formen des *O. umbellatum* haben meist länglich-verkehrteiförmige bis länglich-lanzettliche, bis 25 mm lange, 4—8 mm breite, stumpfe und etwas stachelspitzige Perigonblätter; besonders groß sind sie bei der Unterart *divergens*, wo sie eine Breite von 7 mm erreichen. Von den breit-elliptischen bis länglichen Perigonblättern des *O. refractum* sind die äußeren schmäler; die von *O. nanum* sind lanzettlich, spitzlich oder stumpflich, 15 mm lang und nur 1,5 mm breit.

Die Staubfäden sind in dieser Sektion nicht oder höchstens am Grunde schwach verbreitert; sie sind bei *O. comosum* höchstens halb so lang wie die Perigonblätter, ungefähr ebenso lang bei *O. tenuifolium* und *O. nanum*, nur ⅓ so lang wie die Perigonblätter bei *O. umbellatum* und *O. refractum*. Der Griffel ist bei den meisten Arten etwa 3 mm lang, bei einigen noch kürzer. — (G.)

Die Blüteneinrichtung ist nur für *O. umbellatum* näher untersucht. Diese Art blüht bei uns im Mai bis Anfang Juni, die Unterart *O. divergens* im Süden schon im April. Das Perigon, dessen Blätter auf der Oberseite milchweiß, auf der Unterseite grün mit schmalem weißen Hautrand sind, breitet sich bei sonnigem Wetter zu einem Stern von 30—45 mm Durchmesser auseinander und ist dann sehr augenfällig, während es sich im Dunkeln und bei Regenwetter so zusammenlegt, daß nur die grünen Außenseiten sichtbar und recht unscheinbar sind; diese Bewegungen der Perigonblätter werden vorzugsweise durch Temperaturschwankungen beeinflußt. Am Anfang der Anthese stehen die 6 Staubblätter, deren Filamente flach sind und sich unten mit ihren Flanken berühren, gerade und aufrecht um den Fruchtknoten herum. Ihre Antheren sind zunächst noch geschlossen, während die kleine Narbe von Anfang an entwickelt ist; die Blüten sind also schwach protogynisch. Es springen nun zuerst die Antheren der 3 äußeren, später (nach Kerner um einen Tag später) die der 3 inneren Staubblätter auf, indem sie sich an der Innenseite öffnen und der hellgelbe Pollen auf ihnen lange haften bleibt; die brotförmigen Pollenkörner sind schwach warzig, längsfurchig, bis 70 μ lang, 30 μ breit. Die obere Hälfte der Filamente biegt sich allmählich nach außen, während die unteren Hälften am Fruchtknoten liegen bleiben und mit dessen Wandung 6 enge, auf den Blütengrund führende Kanäle bilden. In dreien derselben, welche an den Verwachsungslinien der 3 Karpellblätter entlang führen, findet man bei sonnigem Wetter je ein Nektartröpfchen, welches von einem in der Fruchtknotenwand befindlichen Doppelnektarium ausgesondert wird; inneres und äußeres Nektarium stimmen (nach 164) in ihrer Ausdehnung miteinander überein. Der obere gelbliche Teil des im übrigen grünen Fruchtknotens glänzt wie lackiert, hat aber keinen Nektarüberzug; der Griffel ist bei Beginn der Anthese 3 mm lang, streckt sich aber später bis auf 4 mm. In jungen Blüten stehen die Antheren etwa 3 mm weit von der Narbe ab, und es kann keine spontane Selbstbestäubung stattfinden. In alten Blüten aber, oder beim Schließen des Perigons nähern sich die Antheren der Blütenmitte; nur die äußeren Antheren werden dabei an die Narbe angedrückt und vollziehen, da die Narbe auch in älteren Blüten noch frisch ist, spontane Selbstbestäubung, die inneren Antheren, deren Filamente etwas länger sind als die äußeren, kommen oberhalb der Narbe zu stehen. Sie scheinen nur der Allogamie zu dienen, denn besuchende Insekten kommen vorzugsweise mit ihnen in Berührung, wenn sie die gerade unter ihnen befindlichen Nektarkanäle ausbeuten wollen. Als Blütenbesucher wurden Honigbienen, kurzrüsselige Bienenarten, wie *Andrena albicrus*, *Halictus minutus* und *H. zonulus*, ferner *Dipteren* (*Empis hyalinipennis*) und Käfer (*Meligethes* sp.) beobachtet. Bei Hohenheim fand sich eine Gruppe beisammenstehender (also wohl durch vegetative Vermehrung aus einem Individuum entstandener) Pflanzen mit weiblichen Blüten; ihre Antheren waren weiß und öffneten sich gar nicht. (**97**, **95**, **133**, **209**.)

Die Blüteneinrichtung der Unterart *O. divergens* stimmt nach Beobachtungen an Exemplaren der Riviera (Bordighera, 11. April 1903) in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen der Hauptart überein. Die Blüten von *O. refractum*, deren Schließen bei Regenwetter Hansgirg (**63**, S. 35) erwähnt, werden (nach **102**) bei Pola von der Biene *Andrena parvula* besucht. Auch die Blütezeit der übrigen Arten dieser Sektion fällt in den Frühling bis Juni. — (K.)

Die Frucht (Fig. 321, 16) ist in der Regel breit-verkehrteiförmig, von verschiedener Größe und ungleicher Ausbildung der Kanten; diese stehen bei *O. umbellatum* und *O. montanum* in etwa gleichen Entfernungen voneinander, bei *O. tenuifolium* aber zu 2

einander genähert; bei *O. umbellatum* ist die Frucht oft schmäler, häufig fast keulenförmig. *O. divergens* hat Früchte mit auffällig schmalen und scharfen Kanten, *O. refractum* solche, deren Kanten zu 2 genähert und sogar schmal geflügelt sind. Die von *O. nanum* sind fast kugelig, mit zu 2 genäherten, stumpfen, nur oben etwas geflügelten Kanten. Bei einigen Arten, besonders bei *O. tenuifolium*, ist die Frucht an der Spitze mehr oder weniger tief eingedrückt. — (G.)

2. Sektion. ***Myogalum*** Link.

85. Ornithogalum nutans L. Nickender Milchstern. 86. O. Boucheanum Aschers. Bouchés M.

Die Sektion *Myogalum* besitzt einen stets deutlich verlängerten traubenförmigen Blütenstand, der auch an der Spitze niemals doldig erscheint; er ist meist ziemlich reichblütig und zuletzt einerseitswendig. Die Blütenstiele der großen hängenden Blüten sind kurz, alle Perigonblätter haben einen breiten grünen Mittelstreifen und schmälere weiße Ränder. Die Staubfäden sind fast blumenblattartig verbreitert, die des äußeren Kreises von denen des inneren verschieden; wenigstens 3 Staubfäden besitzen neben dem Staubbeutel einen aufrechten Zahn.

Die beiden obengenannten Arten sind so nahe miteinander verwandt, daß sie (4, S. 251) zu einer Gesamtart verbunden werden, und auch in der Tracht einander sehr ähnlich. Von ihren Unterscheidungsmerkmalen scheint am auffallendsten das ökologische, daß bei *O. nutans* zur Blütezeit die Laubblätter noch in völlig grünem Zustand erhalten sind oder doch erst an der Spitze anfangen zu welken, bei *O. Boucheanum* aber, sobald die Blütenentwicklung etwas weiter vorgeschritten ist, die Blätter sich lagern und bei Beendigung der Blütezeit durchaus welk am Boden liegen, sodaß der grüne Fruchtstand bald allein übrig bleibt. Die an der Innenseite der Staubfäden vorhandene Leiste endet bei *O. Boucheanum* an der Spitze in einen Zahn (Fig. 324), der bei *O. nutans* (Fig. 325, 15) fehlt; der Fruchtknoten ist bei *O. nutans* kürzer, bei *O. Boucheanum* etwa so lang als der Griffel.

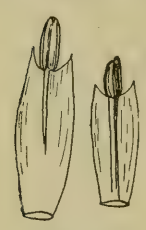


Fig. 324. *Ornithogalum Boucheanum.* Staubblätter, 3 : 1. (Nach Reichenbach.)

O. nutans bewohnt ursprünglich den Orient und vielleicht auch das südliche Rußland; doch wurde es schon seit alten Zeiten als Zierpflanze in unsere Gärten eingeführt, ist zunächst in diesen und dann auch aus ihnen heraus oft verwildert. Besonders in alten Parks tritt es oft so massenhaft auf, daß es zum lästigen Unkraut wird, auch in Gebüschen, an Wegen und Abhängen ist es vielfach nicht selten. Es ist in den meisten Teilen des Gebietes, hier und da sehr gesellig, vorhanden, noch nicht gefunden wurde es auf den Nordseeinseln; in den Alpen ist es in Tirol bis zu 1100 m aufgestiegen. Außerhalb des Gebietes ist die Pflanze eingebürgert auch in Schweden, Dänemark, Frankreich, auf der Iberischen Halbinsel, in Italien und in vielen Ländern der Balkanhalbinsel, wo sie aber noch auf weiten Strecken fehlt.

O. Boucheanum findet sich, nur in den meisten Teilen des Gebietes sehr viel weniger verbreitet, an ganz ähnlichen Orten wie *O. nutans*. Vielleicht ist es noch im Südosten im Bereiche der pontischen Flora ursprünglich, so etwa in Mähren (dort nach brieflichen Mitteilungen von Wildt z. B. um Brünn häufig), Ober- und Nieder-Österreich. An vielen Orten ist die Art anscheinend nur übersehen, indessen im Gebiet der pontischen Flora entschieden vor der vorigen vorwiegend, wenn nicht vielfach allein vorhanden. Nach Nordwesten wird sie allmählich seltener, ist aber in allen größeren Gebietsteilen zu finden. Außerhalb des Gebietes bewohnt *O. Boucheanum* Ungarn und Siebenbürgen, Rumänien, Bulgarien und Kleinasien.

Die Zwiebeln beider Arten sind ziemlich groß, eiförmig, ca. 3,5 cm dick, am Grunde kaum verschmälert, daher mehr oder weniger flach abgestutzt. Wie bei

O. umbellatum ist die Zwiebel (Fig. 325, 1, 2) außen von dünnhäutigen Resten vorjähriger Zwiebelschuppen umgeben, von den noch lebenden Schuppen ragen die inneren etwas aus den äußeren hervor; jede Schuppe schließt an der Spitze mit einer Narbe ab, an der die Spreite des Laubblattes gesessen hatte. Die scheidenartigen fleischigen Blattbasen, welche die Zwiebel zusammensetzen, sind nur ein ganz kurzes Stück am Grunde zusammenhängend. Bei den äußeren Schuppen wird der offene Spalt durch den heranwachsenden inneren Teil der Zwiebel stark auseinandergedrängt (Fig. 325, 2), an den weiter innen folgenden Schuppen ist der Spalt schmal, und bei den innersten greifen die Ränder jeder Schuppe übereinander. Zur Blütezeit fand Irmisch (**87**, S. 71), daß die äußersten der noch lebenden Zwiebelschuppen zwar noch derb, aber schon ziemlich stark ausgesogen waren; außerhalb dieser Schuppen war als dünnes Häutchen der Rest des vorvorjährigen Blütenstandsstengels zu erkennen (Fig. 325, 1). Nach innen folgen 4—6 derbe Zwiebelschuppen und hierauf der Rest des vorjährigen Blütenstandsstengels; die nächste Schuppe, die sich an diesen Blütenstandsrest innen anlegt, trägt, wie die weiter nach innen folgenden, ein diesjähriges Laubblatt. Das innerste von ihnen umschließt den diesjährigen, blütentragenden Stengel (Fig. 325, 3—5).

Mit dem Schlusse der Blütezeit beginnen bei *O. nutans* die Blätter abzusterben, bei *O. Boucheanum* liegen sie zu dieser Zeit meist schon verwelkt am Boden. Nach dem Reifen der Früchte bleiben von dem abgestorbenen Blütenstengel nur geringe Reste übrig; währenddem wächst die kleine Knospe, die sich in der Achsel des obersten Laubblattes neben dem blühenden Stengel befand, sehr stark heran.

Außer der Hauptzwiebel, die den blühenden Sproß in jedem folgenden Jahre ergänzt, bilden sich, und zwar oft sehr reichlich, und namentlich in den Achseln der äußeren Schuppen zahlreich, Nebenzwiebeln aus, die eine sehr ausgiebige vegetative Vermehrung bewirken. Die kleinen Zwiebeln (Fig. 325, 6—12) haben fast stielrunde Blätter, deren scheidenförmige Nährteile nur durch einen schmalen Spalt offen sind; die für die Ausbildung des nächstjährigen Sprosses bestimmte Knospe ist wie bei *O. umbellatum* nicht achsel-, sondern endständig. Bei Untersuchung des Baues und der Lebensweise der Vermehrungszwiebeln fand Raunkiär (**154**, S. 158), daß ihre Entwicklung bis zur blühreifen Zwiebel mehrere Jahre erfordert, indem sie anfangs nur ein einzelnes, später 2—4 Laubblätter erzeugen. Diese kleinen Zwiebeln besaßen stets deutlich ausgebildete Saftwurzeln, die bis zu 17 cm Länge und 3 mm Dicke erreichten und senkrecht oder schräg in den Boden eindrangen oder auch (Fig. 325, 10) korkzieherförmig gewunden waren. An ihren dicksten Stellen waren sie zusammengezogen und verkürzt, mit tiefen Querrunzeln, ähnlich wie das in der Gattung *Allium* vorkommt (vergl. S. 449); Raunkiär beobachtete, daß durch diese Wurzelverkürzung die jungen Vermehrungszwiebeln bis 1 cm oder noch mehr von der Mutterzwiebel entfernt wurden. Kleine Vermehrungszwiebeln bestanden mitunter nur aus einem fleischigen Scheidenteil und einer Saftwurzel.

Im morphologischen Aufbau der Zwiebeln dieser Sektion besteht also ein beträchtlicher Unterschied gegenüber *O. umbellatum*. Abgesehen davon, daß bei *O. nutans* eine Verwachsung der Schuppenränder nicht stattfindet, haben die Zwiebelschuppen eine erheblich längere Dauer. Die Scheiden der zur Zeit der Blüte grünenden Blätter sind jetzt noch nicht vollständig zu Speicherblättern entwickelt; die des vorigen Jahres sind vollkommen frisch und bilden den zeitigen Hauptspeicherapparat; auch die des drittletzten Jahres sind in ihrer Gestalt noch durchaus erhalten, aber schon stark ausgesaugt; erst die des weiter vorausgehenden Jahres sind abgestorben und zu feinen Häuten geworden. Irmisch weist (**87**, S. 72) mit Recht darauf hin, daß abgesehen von dem grundsätzlichen Unterschied im Aufbau des Blütenstandes zwischen *Ornithogalum* und *Gagea* auch der Aufbau der Zwiebel bei beiden Gattungen so grundverschieden ist, daß deren nähere Verwandtschaft, die von vielen Schriftstellern angenommen wird, nicht besteht.

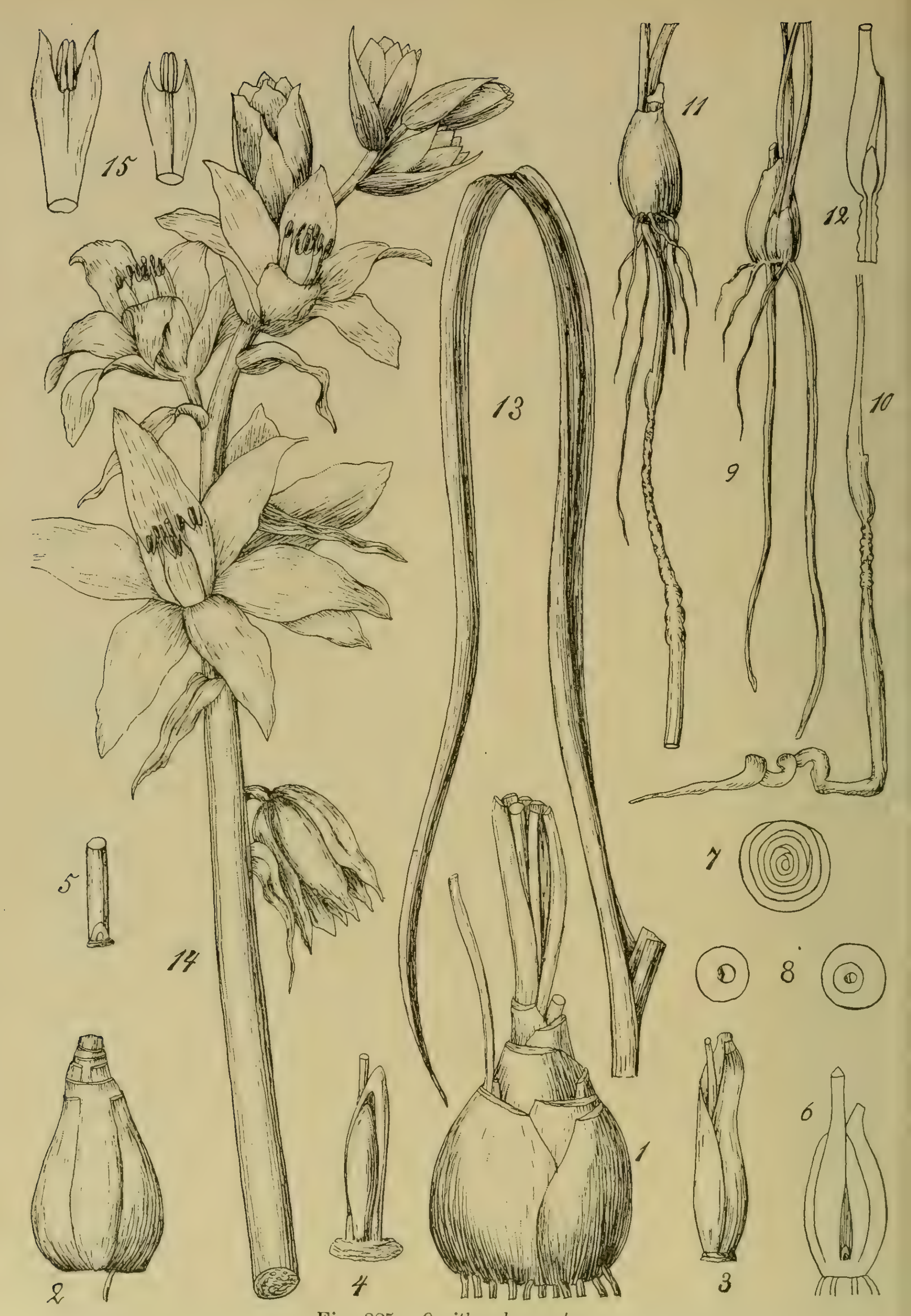


Fig. 325. *Ornithogalum nutans.*
1 Austreibende Zwiebel, 1:1. 2 Kleinere blühbare Zwiebel im Herbst nach Entfernung der äußeren Hüllen, 1:1. 3 Dieselbe nach Entfernung aller fleischigen Hüllen bis auf die innerste, die den alten Blütenstengel umschließt, 1:1. 4 Dieselbe nach Entfernung der innersten Hülle, die Laubblätter der Knospe sichtbar, 1:1. 5 Anlage der jungen Hauptzwiebel nach Entfernung aller Blätter, kurz vor der Blütezeit, 1:1. 6 Nebenzwiebel mit einem Laubblatt im Längsschnitt, 1:1. 7 Querschnitt durch den oberen Teil der Hauptzwiebel, stark verkl. 8 Querschnitte durch Nebenzwiebeln, 1:1. 9–11 Austreibende Nebenzwiebeln von verschiedener Größe mit Saftwurzeln, 1:1. 12 Eine davon im Längsschnitt, 1:1. 13 Laubblatt, 1:1. 14 Blütenstand, 1:1. 15 Zwei Staubblätter, 3:1. (1, 9–12 nach Raunkiär, 2–8 nach Irmisch, 13–15 nach Reichenbach.)

Der Stengel von *O. nutans* ist meist sehr kräftig und etwa 30—45 cm hoch, der von *O. Boucheanum* wird bis 50 cm hoch; nach der Blütezeit legen sich die Stengel meist bald auf den Boden und vergehen zur Fruchtzeit. Die Blätter (Fig. 325,13) erscheinen kurz vor den Blüten, meist zu 4—6, sind bis über 10 mm breit und schlaff; die von *O. nutans* sind graugrün, die von *O. Boucheanum* lebhaft grün; an Länge überragen sie mitunter den Blütenstand. Dieser besteht aus 3—12 Blüten und ist bei *O. nutans* (Fig 325,14) ziemlich locker, bei *O. Boucheanum* meist deutlich dichter. Die lanzettlichen zugespitzten Tragblätter der Blüten werden bis zu 3 cm lang und fallen, da sie die meist kaum über 1 cm langen Blütenstiele erheblich überragen, namentlich an noch nicht völlig entwickelten Blütenständen sehr in die Augen. Zur Blütezeit haben Blütenstiele und Fruchtknoten etwa die gleiche Länge. Die Perigonblätter von *O. nutans* sind bis 25 mm lang, etwa 8 mm breit, länglich mit stumpfer Spitze, die von *O. Boucheanum* länglich-lanzettlich, zugespitzt, am Rande meist deutlich wellig. Bei *O. nutans* ist zur Blütezeit der Fruchtknoten kürzer als der etwa 5 mm lange Griffel, bei *O. Boucheanum* erreicht der fast kugelige Fruchtknoten etwa die Länge des Griffels. — (G.)

Das Blühen von *O. nutans* erfolgt Ende April und im Mai. Im Knospenzustand stehen die Blüten aufrecht, auch wenn das Perigon sich vollständig ausgebreitet hat, stehen die Blütenstiele wagerecht ab und die Öffnung der Blüte ist nach der Seite gewendet; erst am Schluß des Blühens krümmt sich der Blütenstiel abwärts und die Blüten werden nickend (Fig. 325, 14). Die Perigonblätter haben eine mattgrüne Farbe, weiße Ränder und einen mattweißen Mittelstreif; so entstehen in der geöffneten Blüte 30 miteinander abwechselnde grüne und weiße Streifen, die alle nach der Blütenmitte weisen, wo sich im Innern der durch die Filamente gebildeten Röhre der Nektar befindet. Die Blüten sind protandrisch. Gleichzeitig mit der Ausbreitung der Perigonblätter öffnen sich die Antheren der 3 inneren Staubblätter, die vor den Nektar führenden Furchen des Fruchtknotens stehen und von Nektar saugenden Insekten notwendig gestreift werden müssen. Da die Narbe zu dieser Zeit noch nicht empfängnisfähig ist, so kann bei Insektenbesuch keine Selbstbestäubung stattfinden. Die inneren Staubblätter sind länger als die äußeren, alle 6 legen sich seitlich zu einer aufrechten Röhre aneinander; der Nektar findet sich in Form von 3 Tropfen am Grunde der den Verwachsungsstellen der Karpellränder entsprechenden Fruchtknotenrinnen, also hinter den längeren inneren Staubblättern. Er ist durch die umgebende Staubfadenröhre, in älteren Blüten auch durch deren nickende Stellung vor Regen geschützt; der Pollen ist (nach **112**) gegen Nässe empfindlich. Etwas später als die Antheren sich öffnen wird die Narbe funktionsfähig: nun biegen sich die Staubblätter etwas nach außen, sodaß die Narbe für eine Fremdbestäubung durch besuchende Insekten mehr frei gelegt wird. Zuletzt, wenn die Blüte nickend wird, nähern sich die Staubblätter wieder der Blütenmitte, und die noch frische Narbe kommt nun dicht unterhalb der Antheren der äußeren Staubblätter zu stehen, sodaß sie von abbröckelndem Pollen leicht spontan gelegt werden kann. Nach Hansgirg (**62**, S. 163) öffnen und schließen die Blüten sich wiederholt. (**174**, **95**).

Die Blüteneinrichtung von *O. Boucheanum* ist nicht näher untersucht, stimmt aber wahrscheinlich mit der von *O. nutans* überein. Loew (**117**, S. 152) sah als Besucher einen Käfer *Telephorus rusticus*. — (K.)

Die Früchte beider Arten sind groß und auffallend: gleich hellgrünen Beeren hängen die breit-eiförmigen, an der Spitze tief eingedrückten, mit ziemlich gleichmäßig voneinander entfernten Kanten versehenen Kapseln an ihren Stielen, meist reichlich entwickelte Samen enthaltend.

Das Kraut von *O. nutans* soll nach Winkelmann[1]) auf junge Gänse giftig einwirken, und diese Tiere sollen in Hinterpommern nach dem Genuß der Pflanze eingegangen sein.

---

[1]) Verhandl. der Bot. Ver. f. d. Prov. Brandenburg. Bd. 16, 1899. S. 252.

Ein Bastard zwischen beiden Arten wird von Vigener[1]) angegeben, scheint aber mindestens sehr selten zu sein. Dies läßt wohl darauf schließen, daß die beiden Arten doch nicht so nahe miteinander verwandt sind, wie sie äußerlich erscheinen; oder auch vielleicht, daß trotz der reichlichen Samenbildung die Vermehrung durch Samen gegenüber der vegetativen völlig zurücktritt. Obwohl die beiden Arten in den botanischen Gärten von Berlin und Dahlem viele Jahre lang unmittelbar nebeneinander kultiviert wurden, in dem erstgenannten auch reichlich verwildert waren, fand ich trotz eifrigen Suchens nie eine Zwischenform, und auch Ascherson, der sich mit diesen Arten lange und eingehend beschäftigt hat, sah niemals eine sicher zu deutende Zwischenform. — (G.)

3. Sektion. *Beryllis* Salisb.

87. Ornithogalum pyrenaicum L. Pyrenäischer Milchstern. 88. O. pyramidale L. Pyramidenförmiger M.

Bei dieser Sektion sind die Perigonblätter entweder einfarbig weißlich oder gelb, oder mit einem schmalen purpurnen oder braunen, oder auch grünen Mittelstreifen versehen; die Blütenstände sind wenig- bis vielblütig, oft zylindrisch verlängert, die Blüten meist weit offen, die Staubfäden nur etwa halb so lang wie die Perigonblätter. Zur Blütezeit unterscheidet sich *O. pyrenaicum* dadurch sehr auffallend von *O. pyramidale*, daß bei Entfaltung der Blüten die Laubblätter schon abzusterben beginnen, während sie bei *O. pyramidale* zur Blütezeit noch vollkommen erhalten sind.

O. pyrenaicum wächst meist auf trockenen Wiesen, an Ruderalstellen, also an Wegrändern oder auf wüsten Plätzen; in den Alpen von Tirol ist es bis zu 1300 m beobachtet worden. An ganz ähnlichen Standorten findet sich auch *O. pyramidale* samt seiner Unterart *O. narbonense* L.

Die beiden Rassen von *O. pyrenaicum* bewohnen nur den südlichen Teil unseres Gebietes; am verbreitetsten und häufigsten ist bei uns die Rasse *sphaerocarpum* (Kern.), die sich aber auch nur im Südosten, von Nieder- und Oberösterreich bis Steiermark, Kärnten und Krain findet; die Angaben aus Mähren sind nach Wildt (briefl. Mitt.) unsicher und beziehen sich wenigstens z. T. auf *O. pyramidale*. Außerhalb des Gebietes reicht der Wohnbezirk dieser Rasse bis Westungarn und über den größten Teil der Balkanhalbinsel. Die andere Rasse *flavescens* (Lam.) bewohnt dagegen den Südwesten; aus dem südwestlichen Mittelmeergebiet dringt sie längs der Rhone bis Naters im Wallis und längs des Jura bis Basel und Aargau, geht nördlich bis Elsaß, Lothringen, Luxemberg und Südost-Belgien und verfolgt in den Südalpen die Richtung nach Osten durch Tessin, Südtirol und Krain bis Küstenland und Istrien; nördlich findet sie sich nur noch verschleppt in Oberösterreich. Außerhalb unseres Gebietes hat diese Unterart ihre Verbreitung von den Britischen Inseln durch Frankreich nach Spanien, in Italien, fast auf der ganzen Balkanhalbinsel, in Südungarn und Siebenbürgen, endlich in der Krim; auch außerhalb Europas ist sie noch vom Kaukasus und von Kleinasien bis Mesopotamien verbreitet.

Auch *O. pyramidale* mit seiner Unterart *O. narbonense* hat seine Hauptverbreitung außerhalb unseres Gebietes, welches sie nur im äußersten Südosten, und zwar der Typus in Istrien, die Unterart vom kroatischen Küstenland aus gar nicht mehr, berühren; die typische Art ist aus Ungarn auch nach Niederösterreich verschleppt worden. Im übrigen wächst *O. pyramidale* von Mittelungarn und Siebenbürgen aus fast auf der ganzen Balkanhalbinsel, weiter im Osten reicht sein Wohngebiet bis zum Kaukasus und nach Persien, im Süden bis Nordafrika und zu den Kanarischen Inseln, im Westen über das mediterrane Südfrankreich nach der Iberischen Halbinsel.

[1]) Berichte der Deutschen Bot. Ges. Bd. 3, 1886. S. CXIX.

Die Zwiebel von *O. pyrenaicum* (Fig. 326, 2) liegt meist nicht tief im Boden, ist eiförmig bis fast rundlich-eiförmig und oft erheblich über 2 cm dick. Ihr Wachstum beginnt im Herbst: Ende Oktober waren die frischen Wurzeln als Kranz um den flachen Zwiebelboden bereits völlig entwickelt, auch die Blätter begannen zu wachsen und ragten, an ihrem oberen Ende ergrünt, bis zu 2 cm aus dem Boden. Von den abgestorbenen Zwiebelschuppen sind nur noch spärliche, in kleine Fetzen zerfallene Reste zu erkennen; die äußerste noch lebende Schuppe ist nur in ihrem unteren Teil noch erhalten und fleischig und dieser Teil ist ebenso wie bei der folgenden Art scharfrandig und derb. Das zweite Schuppenblatt reicht bis zur Mitte der Zwiebel, nimmt aber eine seitliche Stellung ein; das dritte ist kaum länger, umfaßt aber bereits über die Hälfte der Zwiebel. Die fünfte Schuppe umfaßt die Zwiebel ganz, und ebenso mit ihren Rändern den Rest des Blütenstengels des

Fig. 326. *Ornithogalum pyrenaicum.*
1 Blütenstand, 1:1 2 Zwiebel 1:1. 3 Dieselbe nach Entfernung der äußeren Hüllen, läßt den Rest des vorjährigen Blütenstengel erkennen, 1:1 4 Dieselbe nach Entfernung der folgenden Generation von Hüllen, vorn die Furche, in der der diesjährige Blütenstengel lag, 1:1. 5 Nächstjähriger Blütenstand, vom obersten Laubblatt umfaßt. (1 nach Reichenbach, 2–5 Orig., Ende Oktober.)

vorletzten Jahres; dieser ist zu einem feinen dunklen, sich leicht ablösenden Häutchen verschrumpft, welches in einer tief eingedrückten Furche am Rücken des nächsten, also sechsten Zwiebelblattes ruht (Fig. 326, 2). Dasselbe hat weit übereinander greifende Ränder, die aber nur miteinander verklebt, nicht verwachsen sind, wie es auch bei den folgenden Blättern der Fall ist. Das 7.—9. Zwiebelblatt verhalten sich ungefähr wie das sechste, das 10. und die folgenden sind aber bereits sehr schlank, sodaß dieser innere Zwiebelteil etwa flaschenförmig aussieht. Innerhalb des 13. Schuppenblattes befindet sich der letztjährige Blütenstengel, der noch ziemlich fleischig, wenn auch dünn ist und am Ende eine Narbe trägt; er liegt ähnlich dem vorjährigen Stengel in einer Rückenfurche des 14. Blattes (Fig. 326, 4). Diese hat anscheinend nur einen ganz kurzen Spreitenansatz getragen, denn es zeigt nur eine kleine Blattnarbe und eine weit offene Scheide, also eine fast typisch niederblattartige Ausbildung. Das 15. Blatt ist ein echtes Laubblatt, dessen schon ergrünte Spitze weit aus der Zwiebel hervorragt und noch weitere 5 Laubblätter umfaßt und an der Spitze kappenförmig überwölbt. Innerhalb dieser Laubblätter befindet sich, von einem

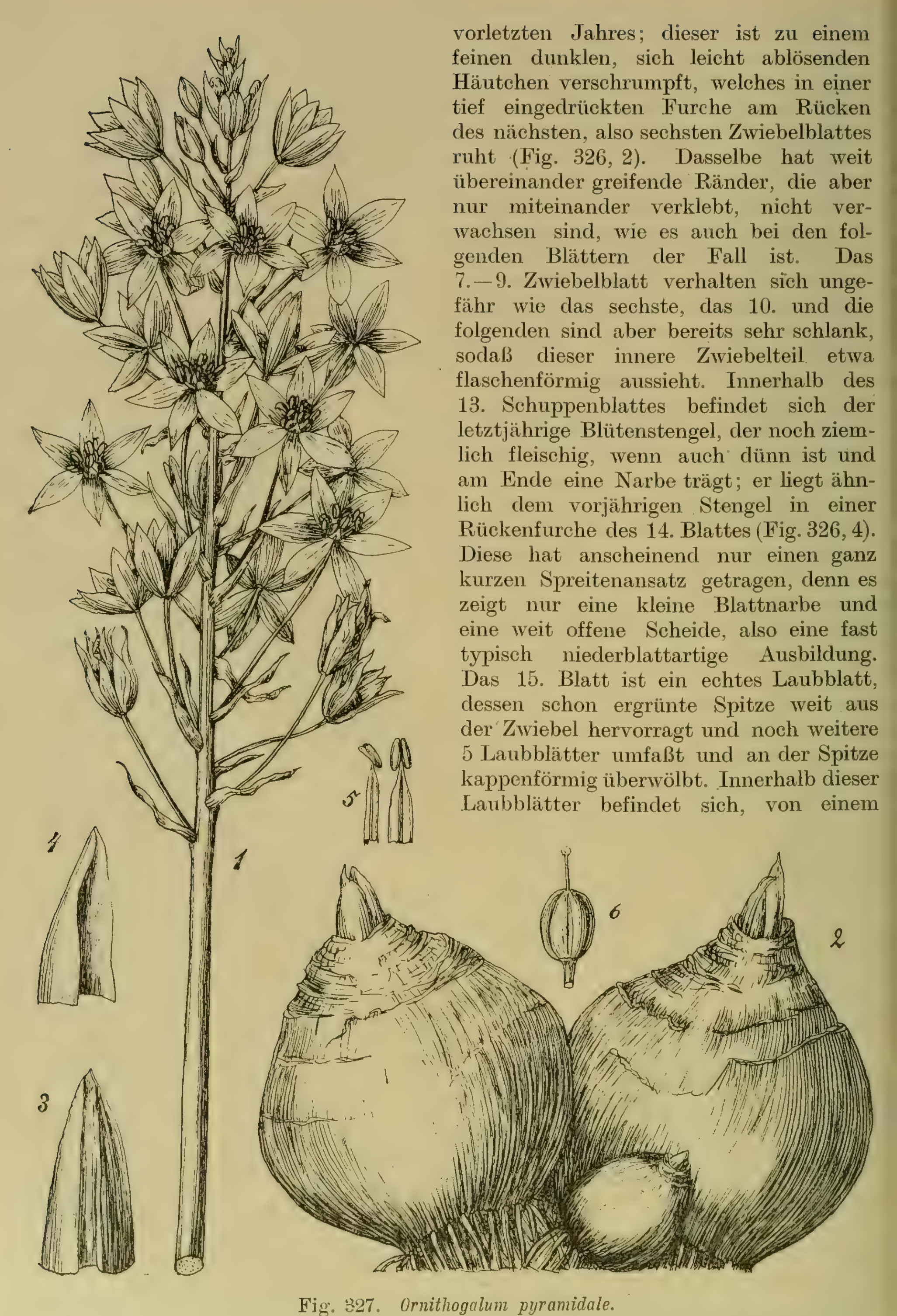


Fig. 327. *Ornithogalum pyramidale.*

1 Blütenstand, 1:1. 2 Doppelzwiebel mit Brutzwiebel. 1:1. 3 und 4 Die beiden Niederblätter, mit denen die diesjährige Sproßgeneration beginnt, 1:1. 5 Staubblätter, 3:1. 6 Frucht, 2:1. (1, 5 nach Reichenbach, 2—4 Orig.)

letzten, noch bleichen Laubblatt, dem 21., halbseitig umfaßt, der junge Blütenstand für das nächste Jahr (Fig. 326, 5). In der Achsel dieses letzten Blattes war die nächstjährige Zwiebelknospe nur als kleiner Höcker angedeutet. In den Achseln der nur noch als Schuppenblätter vorhandenen Scheiden der vorjährigen Blätter fanden sich entweder gar keine Knospen oder kleine flache Gebilde, die anscheinend bei normaler Entwicklung nicht weiter wachsen; die vegetative Vermehrung durch Brutzwiebeln tritt bei dieser Art also sehr zurück. In den beschriebenen Zwiebeln lassen sich deutlich 3 Generationen unterscheiden. Die 5 äußersten Zwiebelschuppen mit dem vor der 5. stehenden Blütenstengelrest gehören der Generation an, die im vorletzten Jahr Blätter und Blüten trug; Blatt 6—13 mit dem am Rücken des 14. stehenden Blütenstand bilden die folgende Generation, Blatt 14 bis zu dem für das nächste Jahr angelegten Blütenstand die dritte, für das nächste Frühjahr bestimmte.

O. pyramidale hat sehr ähnlich gebaute, meist etwas kräftigere Zwiebeln, die bis über 3 cm dick werden (Fig. 327, 2). Die ersten noch lebenden Zwiebelschuppen sind auch hier nur in ihren unteren Teilen erhalten, aber schon die zweite umfaßt die ganze Zwiebel und die dritte reicht weit herauf; auf sie folgt der Rest des vorjährigen Blütenstandes. Das vierte Blatt hat eine geringe Dicke und ist so schmal, daß es die Zwiebel nicht umfaßt; auch der Eindruck auf seinem Rücken ist nur unbedeutend. Die Blätter 5—7 sind dickfleischig, die folgenden werden wieder schmäler und umfassen die Zwiebel nicht mehr ganz oder sogar nur etwas mehr als halb; das 11. Blatt umfaßt sie zu $^3/_4$, das 12. ganz. Hierauf folgt der noch gut erhaltene letztjährige Blütenstengelrest; das 13. Blatt, an dessen Rücken er angepreßt ist, erscheint als typisches zweikieliges, weit offenes Vorblatt (Fig. 327, 3) und auch das nächste ist ein typisches Niederblatt ohne jede Spreitenanlage (Fig. 327, 4). Hierauf folgen die zum Teil an der Spitze schon ergrünten, oder soweit sie im Innern liegen, gelben Laubblätter der nächstjährigen Blütengeneration, meistens 4—6, bisweilen auch bis zu 10. An einer recht kräftigen Zwiebel, aus der Ende Oktober die Laubblätter 1 cm weit herausragten, waren die Blätter 15—24 als Laubblätter ausgebildet; der von ihnen eingeschlossene Blütenstand war 18 mm lang, die Tragblätter und Blüten bereits gut ausgebildet. Die Knospe in der Achsel des letzten Laubblattes war auch bei dieser Art nur als ein kleines Gebilde angedeutet. Im Gegensatz zu *O. pyrenaicum* bilden sich bei *O. pyramidale* Nebenzwiebeln in erheblich größerer Menge aus, was sich schon aus dem oft nesterweisen Vorkommen der Zwiebeln ergibt. Häufig finden sich noch fest mit dem frischen Zwiebelboden verbunden wohl ausgebildete, bereits abgerundete Zwiebeln, die augenscheinlich in den Achseln bereits abgestorbener Blätter ihren Ursprung genommen haben (Fig. 327, 2). Auch unter den äußeren Zwiebelschuppen sind bis 2 cm lange, flach gedrückte Nebenzwiebeln vorhanden. Sie beginnen mit einem der Hauptzwiebel mit dem Rücken zugewandten zweikieligen Vorblatt, darauf folgen sogleich Laubblätter, die weit aus dem Vorblatt hervorragen. Auch in den Achseln der oberen Zwiebelblätter finden sich hie und da Knospenanlagen. Nicht selten scheint eine Spaltung der Hauptzwiebel dadurch vorzukommen, daß neben dem Blütenstengel nicht nur die normale Hauptzwiebel in der Achsel des obersten Blattes angelegt wird, sondern auch das vorletzte Laubblatt eine kräftige Knospe entwickelt; beide Knospen wachsen dann annähernd gleich stark heran, sodaß nach 2 Jahren, wenn die gemeinsamen Hüllen geschwunden oder zersprengt sind, 2 fast gleich kräftige Zwiebeln auf dem noch zusammenhängenden Zwiebelboden stehen.

Der Stengel steht bei beiden Arten ziemlich steif aufrecht und bleibt meist auch zur Fruchtzeit erhalten; er wird bei *O. pyrenaicum* meist 30—60 cm, bei *O. pyramidale* kaum viel mehr als 30 cm hoch. *O. pyrenaicum* entwickelt meist 5—6 kräftige Exemplare auch 7 Laubblätter; bei beiden Arten sind sie kürzer als der Stengel, von graugrüner Farbe, ziemlich dick und deutlich schleimhaltig, gegen 1 cm breit, bei *O. pyramidale* auch wohl etwas breiter.

Die Blütenstände sind einfache, meist sehr reichblütige Trauben (Fig. 326, 1 und 327, 1); an kräftigen Zwiebeln tragen sie meist 30—50 oder mehr Blüten, an schwächlichen können sie so armblütig werden, daß die Pflanzen ein sehr abweichendes Aussehen annehmen. Die Hochblätter sind bei *O. pyramidale* 1—2 cm lang, bei *O. pyrenaicum* bleiben sie meist erheblich unter 1 cm zurück. Die Blütenstiele der letzteren Art stehen zur Blütezeit ab und legen sich später, bis fast 2 cm lang werdend, aufrecht an die Mittelachse an, bei *O. pyramidale* sind sie so aufgerichtet, daß der Blütenstand wegen ihrer bis 3 cm erreichenden Länge immer locker bleibt. Die Blüten haben verkehrt-lanzettliche bis länglich-linealische, stumpfliche Perigonblätter, die bei *O. pyrenaicum* 6—8 mm lang, 2 mm breit und entweder (Rasse *sphaerocarpum*) weiß bis weißlich mit grünem Kiel, oder (Rasse *flavescens*) hellgrün bis gelbgrün mit grünem Mittelstreif sind; bei *O. pyramidale* werden sie über 10 mm lang, bis 3 mm breit und si d weißlich mit grünem Mittelstreif. Die Staubfäden sind aus lanzettlichem Grunde plötzlich zugespitzt, bei *O. pyrenaicum* etwas länger, bei *O. pyramidale* (Fig. 327, 5) etwas kürzer als die Hälfte der Perigonblätter, und bei dieser Art nach der Blütezeit in charakteristischer Weise zusammengedreht. Die Griffel sind kurz, die Früchte (Fig. 327, 6) eiförmig mit 3 Furchen. — (G.)

Die Bestäubungseinrichtung der Ende Mai bis Juli zur Ausbildung kommenden Blüten wurde für *O. pyrenaicum* nur an der Rasse *flavescens* (am Luganer und Comer See, Mai 1896; Hohenheimer bot. Garten, Juni 1902) beobachtet. Die Blüten sind auf schräg aufwärts gerichteten Stielen fast in einer senkrechten Ebene ausgebreitet und bilden eine lange reichblütige Traube. Sie haben einen honigartigen Duft, sind aber wegen ihrer Färbung nicht sehr augenfällig; der wie bei den übrigen Arten der Gattung von Septaldrüsen abgesonderte Nektar hält sich zwischen dem Grunde des Fruchtknotens und den Basen der Staubfäden. Die Perigonblätter sind von einer hell grünlichgelben Farbe, auf der Rückseite mit einem grünen Mittelstreif versehen, bis zu 10 mm lang und 3 mm breit; doch erscheinen sie in nicht mehr ganz jungen Blüten schmäler, weil sich ihre Längsränder etwas nach oben einrollen. Sie breiten sich flach auf einen Blütendurchmesser von 17—25 mm auseinander. Die Blüten sind schwach protogynisch. Sogleich bei ihrem Aufgehen ist die kleine, etwas dreieckige Narbe entwickelt; sie bildet den Gipfel eines 3 mm langen, fadenförmigen, hell grünlichgelben Griffels, der seinerseits auf einem 3 mm hohen, 2½ mm dicken, glänzenden, unten grünen, oben gelblichen Fruchtknoten steht. Die Staubblätter sind 7 mm lang und stehen ziemlich senkrecht dicht um den Fruchtknoten herum aus der Ebene des Perigons hervor; ihre Filamente sind hellgrünlich, in ihrer unteren Hälfte verbreitert und hier seitlich zusammenschließend, die Spitze ist in der Mitte des Rückens der hellgelben Anthere befestigt. Bald nach dem Aufgehen der Blüte öffnen sich zuerst die Antheren der 3 inneren, dann die der äußeren Staubblätter, indem sich ihre Filamente etwas nach außen abspreizen. Die Antheren stehen ungefähr in der Höhe der Narbe, springen an ihrer Innenseite auf, wobei sie gelben Pollen entlassen, doch drehen sich die in der unteren Hälfte der Blüte stehenden so, daß ihre geöffnete Seite wie die der oberen nach unten sieht. Bei der fast senkrechten Lage der ausgebreiteten Blüte kann wohl durch Pollenfall von den über der Narbe stehenden Antheren spontane Selbstbestäubung eintreten. Beim Verblühen richten sich die Perigonblätter steif auf, sodaß sie sich mit den Spitzen berühren; obgleich die Narben lange frisch bleiben, so tritt jetzt doch keine Selbstbestäubung ein, weil die Antheren, sofern sie nicht schon abgefallen sind, infolge des Welkens der Filamente unterhalb der Narbe zu stehen kommen. Die Blüten sind anombrophob mit exponierten Sexualorganen, doch ist der Pollen gegen Nässe nicht empfindlich (**63**, S. 59; **112**, S. 273). Als Blütenbesucher wurden Bienen (*Apis* und *Prosopis*) beobachtet (**102**, II, 2., S. 492).

Von *O. pyramidale*, welches im Juni und Juli blüht, wurde die Unterart *O. narbonense* (Hohenheimer bot. Garten, Juni 1902) untersucht. Die weißen Blüten,

die eine ansehnliche Traube bilden, stehen auf aufwärts gerichteten Stielen ziemlich horizontal oder etwas schräg ausgebreitet, ihr Durchmesser beträgt ca. 30 mm. Die Perigonblätter sind 15 mm lang, 4½ mm breit, weiß, auf der Innenseite mit einem hellgrünlichen, außen mit einem breiten grünen Mittelstreif. Die 6—7 mm langen Staubblätter sind schräg auseinandergespreizt und haben weiße, in der unteren Hälfte lanzettlich verbreiterte, nach oben stark verschmälerte Filamente und hellgelbe Antheren, die ihre aufgesprungene, mit gelbem Pollen bedeckte Seite konvex nach oben wenden. Der gelbe Fruchtknoten ist 3 mm hoch, der weiße Griffel 2½ mm lang. In der schwachen Protogynie, der Reihenfolge des Aufspringens der Antheren und in der Nektarabsonderung stimmen die (nach **63**, S. 59) ebenfalls anombrophoben Blüten mit denen der vorigen Art überein. Insektenbesuch wurde an ihnen nicht beobachtet. — (K.)

Die abgetrennten Blütenstengel der *Ornithogalum*-Arten, welche trockne Standorte bewohnen, zeigen eine auffallend große Lebenszähigkeit. Wochenlang können sie ohne Wasserzufuhr am Leben bleiben, dabei allmählich von unten nach oben verschrumpfend, aber einige Fruchtknoten schwellen dabei an und das Nachreifen der jungen Samen geht vor sich[1]). Besonders schlagend zeigte sich diese Zähigkeit an einigen abgetrennten Blütenständen des *O. corymbosum*, von denen mir vor kurzem Joh. Trojan einen in einem Briefe übersandte; sie waren am Tafelberg bei Kapstadt gepflückt, hatten den Weg von dort über Rostock nach Berlin gemacht und kamen nun am Fenster zur Blüte. — (G.)

20. Gattung. **Hyacinthus L. Hyazinthe.**

(Bearbeitet von P. Graebner und O. Kirchner.)

Die 3 Sektionen der Gattung *Hyacinthus* leiten in ihrem Blütenbau allmählich zu der folgenden Gattung *Muscari* über, die eine völlig scharfe Grenze gegen *Hyacinthus* nicht erkennen läßt. Die erste Sektion *Euhyacinthus* Baker, die einzige Art *H. orientalis* enthaltend, ist durch die mittelgroßen, langröhrigen Blüten mit trichterförmiger bis zylindrischer Perigonröhre und kürzere, nach außen gebogene Perigonabschnitte gekennzeichnet; die Frucht ist 3 kantig und von entsprechender Größe. Die zweite Sektion *Hyacinthella* Schur hat viel kleinere Blüten mit noch deutlich verlängerter Perigonröhre, deren Abschnitte, die etwa ⅓ bis ½ ihrer Länge erreichen, nicht nach außen gebogen sind; die kleinen stumpf-dreikantigen Früchte tragen in jedem Fache nur 2—4 Samenanlagen, aus denen sich Samen mit aufgeblasenem fleischigen Nabel entwickeln. Bei der angeblich die Grenzen unseres Gebietes bei Fiume fast erreichenden Art *H. amethystinus* ist das Perigon ca. 10 mm lang, bei verwandten aber, wie dem in Gärten hier und da kultivierten, aus Kleinasien stammenden *H. azureus* Baker, nur 5 mm lang und von so kurz-glockiger oder kugeliger Gestalt, daß er von seinem ersten Beschreiber Fenzl in die Gattung *Muscari* gestellt wurde. Die dritte Sektion *Bellevallia*, die oft als eigene Gattung angesehen wird, hat meist kleine Blüten, deren Perigonzipfel mitunter so lang sind, wie die Röhre, sich nach vorn strecken und auch zuletzt kaum abstehen; die Samen haben wie bei *Muscari* einen kleinen, nicht aufgeblasenen Nabel. Nur die erste und dritte Sektion ist in unserem Gebiet durch je eine Art vertreten.

89. Hyacinthus orientalis L. Garten-Hyazinthe.

Die Art ist in Mitteleuropa nicht ursprünglich einheimisch, sondern hat ihre Heimat im östlichen Mittelmeergebiet, auf den Gebirgen Kleinasiens, Syriens und Mesopotamiens, vielleicht auch noch in Griechenland, Italien, Sizilien und Sar-

[1]) Vgl. P. Graebner, Das Reifen von Samen an frühzeitig von der Mutterpflanze getrennten Blütenständen. — Verhandl. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Bd. 35, S. 154.

dinien. Seit sehr langer Zeit ist sie aber wegen des Wohlgeruches ihrer schön geformten Blüten in die Gärten eingeführt. Wann die Kultur der Hyazinthen in Europa begonnen hat, steht nicht fest; jedenfalls war der Hyakinthos der Griechen, der aus dem Blute des getöteten Hyakinthos aufgesproßt sein soll, eine andere Pflanze, denn er soll auf den Blättern die Zeichen YA oder AI tragen und wird deshalb auch mit der aus dem Blute des Ajax erwachsenen identifiziert. Bereits am Anfang des 16. Jahrhunderts scheinen sich die Holländer mit der Kultur der orientalischen Hyazinthen beschäftigt zu haben; allmählich stieg die Liebhaberei für diese Pflanzen so, daß sie schließlich wie bei den Tulpen in Sammelwut und Leidenschaft ausartete. Nachdem die Pflanze durch die Kultur über ganz Europa verbreitet worden war, begann sie sehr bald zu verwildern und gelangte aus den Gärten auf natürliche Standorte. Es scheint, daß zu ihrer Verbreitung die ihnen eigentümliche sog. Ringelkrankheit[1]) beigetragen hat. Diese Krankheit, die nach neueren Untersuchungen, mit denen sich auch meine Beobachtungen decken, als eine Stoffwechselkrankheit, hervorgerufen durch Überernährung oder in unserm Klima durch zu lange andauernde günstige Vegetationszeit im Frühsommer, anzusehen ist, äußert sich darin, daß eine Schuppe innerhalb der Zwiebel sich bräunt und faul wird, und dann die Fäulnis bis zum Zwiebelboden vordringt, wodurch alle Zwiebelschuppen sich lösen oder schließlich auch verfaulen. Auf den angefaulten Zwiebeln entwickeln sich dann meist massenhaft Schimmel- und andere Pilze, öfter auch tierische Fäulnisbewohner und gefährden in der Nähe befindliche Zwiebeln, wenn diese beim Reinigen u. ä. Verletzungen erlitten haben. Um den Beginn der von den praktischen Gärtnern für sehr ansteckend gehaltenen Krankheit zu erkennen, schneidet man oben an der Zwiebelspitze eine schmale Scheibe ab; die ringelkranken Zwiebeln werden oft weitab von den Gärten vergraben oder weggeworfen. Wenn sie nun auch meist verfaulen, so bleiben doch die beim Absterben der Hauptzwiebel frei werdenden Nebenzwiebeln erhalten, und hie und da erhält sich auch der mittlere Teil einer kranken Zwiebel am Leben. So werden Hyazinthenzwiebeln häufig verschleppt und können sich an günstigen Stellen dauernd ansiedeln. Im größten Teil des Gebietes bleiben solche Standorte meist nicht lange erhalten, nur am Südfuße der Alpen, wo die klimatischen Verhältnisse günstiger sind, ist *H. orientalis* seit langer Zeit völlig eingebürgert, so in Südtirol, im Gebiet des Gardasees usw.

Die recht verschiedenen Formen der Hyazinthen verdanken ihre Entstehung der großen Variabilität dieser einen Art. Schon in der freien Natur scheint eine ganze Anzahl verschiedener Rassen vorzukommen, in den Gärten hat die Art bei der Anzucht aus Samen jedenfalls eine große Veränderlichkeit fast aller Teile gezeigt; durch sorgfältige Zuchtwahl und Kreuzung der Formen untereinander ist die große Zahl der heutigen Gartensorten entstanden. An den nur kurze Zeit bestehenden Standorten verwilderter Pflanzen finden sich natürlich stets die Gartenformen, und auch wenn hier überhaupt eine Vermehrung der Pflanzen eintritt, so geschieht dies wohl lediglich auf vegetativem Wege durch Nebenzwiebeln. Die innerhalb des Verbreitungsgebietes der Mediterranflora fest angesiedelten Formen haben dagegen sehr charakteristische und ganz konstante Rassen ausgebildet, die sich durch Samen reichlich vermehren. Der Rückschlag zur wilden Form des vorderen Asiens drückt sich bei ihnen in der schlanken schwächlichen Tracht, dem armblütigen Blütenstand und den kleineren Blüten aus.

Besonders 2 dieser Formen sind zu erwähnen, die sich beide in den südwestlichen Alpen heimisch gemacht haben. Var. *albulus* (Jord.) Baker mit schlank zylindrischen weißen Blüten zeichnet sich durch eine sehr frühe Blütezeit aus, die sie zu einer der frühesten Treibhyazinthen der Gärten gemacht hat: bereits um Weihnachten trifft man sie in den Blumenläden des nördlichen Gebietes. Aus dem Süden kommen

---

[1]) Vgl. P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. Bd. 1, 1909. S. 326f.

ihre abgeschnittenen Blütenstände in großen Kisten in die Großstädte des Nordens, wo sie unter dem Namen „Romaine blanche“ feilgeboten werden. Diese Bezeichnung hat die Veranlassung gegeben, daß die Rasse auch römische Hyazinthe genannt und der Name der folgenden Art *H. romanus* fälschlich auch ihr beigelegt wird. Die zweite Rasse *provincialis* (Jord.) Baker hat die violetten Blüten des wilden Typus und eine am Grunde deutlich angeschwollene Perigonröhre; sie ist als wilde Pflanze verbreiteter als vorige, findet aber weniger gärtnerische Verwendung.

Die Zwiebel der Hyazinthe (Fig. 328, 1—4) ist mittelgroß, bei vielen Kulturformen sehr groß, von eiförmiger bis niedergedrückt-kugeliger Gestalt. Die äußeren abgestorbenen Häute sind purpurviolett oder heller bis (bei rein weiß blühenden Formen) weißlich. Der Staub der trocknen Zwiebelschuppen erregt ein äußerst unangenehmes Jucken auf der Haut des Gesichtes, Halses usw., welches sich durch Waschen bekämpfen läßt, durch Reiben aber zunimmt, und wohl auf dem Vorhandensein von Raphiden beruht. Zur Blütezeit zeigt die Zwiebel (87, S. 77—80) unter den abgestorbenen Häuten zahlreiche dicht aufeinander liegende fleischige Schuppen, deren äußere die Zwiebel nicht vollständig umschließen und an ihrer Spitze die Narbe der abgestorbenen Blattspreite oder deren Spitze erkennen lassen. Die äußersten Zwiebelschuppen sind oft am Rande schon vertrocknet. Mitunter findet man in der Zwiebel noch die abgestorbenen Reste der Blütenstengel des vorigen und des vorletzten Jahres. Oberhalb des letzten Stengelrestes befinden sich 3—6 weiße breite Schuppenblätter (Fig. 328, 3), deren äußere zur Blütezeit an der Spitze bereits abgestorben sind oder doch zu schrumpfen beginnen; an ihrem Grunde sind sie alle fleischig, nur an der Spitze auf einem schmalen Streifen dünnhäutig. Unmittelbar auf die Schuppenblätter folgen 5—12 diesjährige grüne Laubblätter, die völlig frisch und zur Blütezeit in lebhaftem Wachstum begriffen sind; sie sind spiralig angeordnet und besitzen keine geschlossene Scheide.

Wie bei *Ornithogalum* und *Muscari* ist auch das oberste Laubblatt noch grundständig, am Blütenstengel selbst werden nur Hochblätter entwickelt. In der Achsel, die das oberste Laubblatt mit dem Stengel bildet, steht die Hauptknospe, die die Anlage für den nächstjährigen blühenden Zwiebelteil darstellt (Fig. 328, 4). Nicht selten bildet sich eine solche Hauptknospe auch in der Achsel des zweitletzten Laubblattes aus; sie kann schwächer oder eben so stark wie die erste sein. Manche Gartenformen neigen sehr zur Bildung mehrerer Hauptknospen und treiben daher im nächsten Jahre statt eines mehrere Blütenstengel, deren jeder von einer Blattrosette umgeben ist. Bisweilen brechen aus einer Blattrosette 2 oder noch mehr Blütenstengel hervor, von denen der kräftigere meist zuerst erscheint; der zweite Stengel steht dann gewöhnlich mit der Hauptknospe zusammen in der Achsel des obersten Laubblattes, und zwar zunächst vor dem Blatt. In den Achseln der unteren älteren Zwiebelschuppen entstehen Knospen, die klein bleiben, langsam heranwachsen und oft ohne Laubblätter erzeugt zu haben als kleine Nebenzwiebeln frei werden. An der blühenden Zwiebel ist also die Hauptknospe typisch seitenständig, eine eigene Sproßgeneration, an jüngeren und schwächeren noch nicht blühenden Zwiebeln ist sie endständig. Die Hauptknospe einer blühbaren Zwiebel beginnt auch wieder mit mehreren Schuppenblättern, deren äußerstes mit seinem Rücken dem Blütenstengel als „adossiertes Vorblatt“ angelegt ist; darauf folgen die bereits deutlichen, aber noch sehr kleinen Laubblätter für das nächste Jahr.

Die Nebenzwiebeln bestehen zunächst nur aus einem oder einigen Schuppenblättern, denen bei größeren Zwiebeln später ein oder mehrere Laubblätter folgen. Sowohl bei Haupt- wie bei Nebenzwiebeln wachsen nach der Blütezeit die Blätter und damit auch das Zwiebelinnere lebhaft weiter, wobei die Blätter breiter und dicker werden; bald beginnen sie aber an der Spitze abzusterben und sind im Frühsommer, im Mittelmeergebiet bereits im Frühling, völlig vergilbt, sie werden nun von ihren fleischigen, als Zwiebelschuppen erhalten bleibenden Scheidenteilen abgestoßen



Fig. 328. *Hyacinthus orientalis.*

1 Habitusbild der wilden Pflanze, 1:1. 2 Zwiebel kurz nach der Blütezeit; äußere Zwiebelschuppen entfernt, Laubblätter und Blütenstengel abgeschnitten, 1:1. 3 Dieselbe nach Entfernung aller Schuppen außerhalb des vorjährigen Blütenstengels, 1:1. 4 Hauptknospe am Grunde des letztjährigen Blütenstengels, 1:1. 5 Längsschnitt durch einen Samen mit dem Keimling, ca. 8:1. 6 Querschnitt durch die Kapsel, etwas vergrössert. 7 Längsschnitt durch eine geöffnete Blüte, 2:1. 8 Pistill mit den an der Spitze des Fruchtknotens austretenden Nektartröpfchen, 6:1. — (1, 5, 6 nach Reichenbach, 2–4 nach Irmisch, 7 u. 8 Orig. H. Astheimer.)

und lösen sich leicht ab. Im nördlichen Mitteleuropa bleibt, besonders in gutem Gartenboden, nach dem ziemlich gleichmäßigen Absterben der übrigen Blätter öfter eins ganz oder teilweise noch grün, stirbt erst nachträglich ab und löst sich von der Zwiebel nicht los; diese Vegetationsstörung dürfte die hauptsächliche, wenn nicht die einzige Ursache für das Entstehen der oben beschriebenen Ringelkrankheit sein. Bis zum Herbst ist die Hauptknospe zu einer ziemlich ansehnlichen Zwiebel herangewachsen, der Blütenstengel deutlich entwickelt und die jungen Wurzeln durchbrechen den Zwiebelboden. Mit dem Absterben einer Sproßgeneration und der dazu gehörigen Wurzeln verschrumpft stets der untere Teil des Zwiebelbodens, der sich dann als dünne Platte leicht ablösen läßt.

In ihrem Aufbau unterscheidet sich die Zwiebel der Hyazinthe von der sonst ähnlichen des *Ornithogalum nutans* dadurch, daß sich in ihr außerhalb der diesjährigen Sproßgeneration mit ihren Blüten und Blättern noch die lebenden Reste des vorjährigen und des vorvorjährigen Jahressprosses finden, also durch den letzten Sproß bei kräftigen Zwiebeln noch nicht einmal die fleischigen Schuppen des zweitletzten Jahres völlig ausgesogen werden; da auch die nächstjährige Generation als Hauptknospe schon gut ausgebildet ist, finden sich also an der älteren Zwiebel 4 Sproßgenerationen. Eine weitere Eigentümlichkeit der Hyazinthenzwiebel ist es, daß jede Sproßgeneration mit einigen typischen spreitelosen Niederblättern beginnt, die sich später nach dem Absterben ihrer Spitzen nicht mehr von den Scheiden der Laubblätter, welche die übrigen Zwiebelschuppen bilden, unterscheiden lassen; durch die Niederblattbildung nähern sich *Ornithogalum umbellatum*, *O. pyrenaicum* und *O. pyramidale* diesem Typus.

Der Stengel ist bei den Gartenformen oft sehr dick und fleischig, bei den verwilderten sehr schlank und dünn; seine Länge schwankt meistens zwischen 15 und 30 cm. Seine mechanische Festigkeit ist ebenso wie die der Blätter sehr gering und wird fast nur durch den Turgor hergestellt: sobald dieser nachläßt, legen sich Stengel und Blätter schlaff auf den Boden. Die Blätter sind meist lebhaft grün, öfter aber auch etwas graugrün; ihre Breite beträgt meist nicht viel über 1 cm, steigt aber auch bis zu 2 cm; an der Spitze sind sie kappenförmig zusammengezogen; durch reichlichen Schleimgehalt werden sie fleischig.

Der Blütenstand der wilden Pflanzen (Fig. 328, 1) und der eingebürgerten Formen enthält meist nur 5 oder wenig mehr, bis etwa 15 Blüten; an den Kulturformen, namentlich an solchen mit dichten und kleinblütigen Blütenständen sind sie oft sehr zahlreich. Die kleinen 3 eckigen Hochblätter sind meist bleich, nur an manchen sehr dunkel blühenden Formen, deren Stengel auch oft dunkel gefärbt ist, sind sie rötlich bis schmutzig-violett überlaufen; selten und nur an wild wachsenden Pflanzen werden die Hochblätter als Mißbildung so groß, daß sie als laubige Blätter die Traube überragen (lus. *phyllanthus* Vis.). Die Blütenstiele sind meist nicht über 5 mm lang, nur bei großblütigen Kulturformen häufig erheblich länger, bei andern dagegen so kurz, daß die Blüten fast sitzen (var. *brachypodus* Borb.) und statt der normalen nickenden Stellung eine wagerechte oder sogar etwas aufgerichtete Lage einnehmen. Das Perigon wird etwa 25 mm lang, bei Kulturformen auch länger, und schwankt sehr in der Weite der Röhre; seine freien Abschnitte sind länglich-spatelförmig bis eiförmig, bei einigen Gartenformen, besonders an gefüllten Blüten, noch breiter, und bei großblütigen Gartenformen wie auch bei der Rasse *albulus* oft völlig zurückgerollt. Die Staubblätter sind unter der Mitte der Perigonröhre eingefügt, entspringen etwa in gleicher Höhe und haben kaum 2 mm lange Filamente. — (G.)

Der Blütensproß von *H. orientalis* tritt umgeben von den Laubblättern aus der Zwiebel hervor; diese besitzen eine konische kapuzenförmige Spitze von knorpeliger Beschaffenheit, die bei dem äußersten Blatte am meisten entwickelt und zum Durchbohren des Erdbodens geeignet ist; jedes folgende Blatt wird von dem vorhergehenden umschlossen und geschützt, indem sich die Spitzen ineinander legen (5,

S. 31). Die Blütezeit ist März bis Mai. Durch die Biegung der Blütenstiele werden die Blüten nickend; ihr Perigon ist besonders an den Kulturformen in Größe, Form und Farbe sehr veränderlich, oft mehr oder weniger kraus, und besitzt einen ausgezeichneten Duft. Es hat eine trichterförmige bis zylindrische, mitunter bauchige, etwa 12—14 mm und darüber lange Röhre, die sich am Ende in 6 auseinander gebreitete und zurückgebogene Zipfel teilt (Fig. 328, 7); es ist blau bis fast schwarzblau, auch weiß, rot oder gelb gefärbt. Der am Grunde der Perigonröhre stehende Fruchtknoten trägt einen kurzen Griffel, dessen 3 lappige Narbe etwa in der Höhe des untersten Drittels der Röhre sich befindet. Der grüne Fruchtknoten trägt an seinem Gipfel 3 weißliche Stellen, die Vereinigungspunkte der 3 Doppelnektarien; jedes innere derselben stellt eine einfache unverzweigte schmale Spalte in einer Scheidewand des Fruchtknotens dar, in welcher außer der Oberflächenschicht auch noch ein subepidermales, aus kleinen dünnwandigen Zellen bestehendes Gewebe als Sekretionsorgan fungiert. Das äußere Nektarium befindet sich in jeder der 3 Rinnen, welche den Fruchtknotensepten entsprechen. Beide Nektarien reichen nur bis zur mittleren Höhe des Fruchtknotens herab, vereinigen sich an dessen Gipfel, und hier bleiben auch die ausgeschiedenen Nektartröpfchen haften (164) (Fig. 328, 8). Durch die horizontale bis geneigte Stellung der Blüten und die über dem Pistill stehenden Staubblätter ist der Nektar gegen Regen geschützt. Indessen scheint die Nektarabsonderung nicht unter allen Verhältnissen stattzufinden, da sie von Kurr (**107**), Lubbock (**122**), H. Müller (**142**, **143**) und Kerner (**95**) nicht wahrgenommen werden konnte. Die letztgenannten Autoren kamen deshalb zu der Ansicht, daß von den die Blüten besuchenden Insekten aus der fleischigen Wandung des Perigons Saft erbohrt würde. Die nach innen aufspringenden und zugleich mit der Narbe entwickelten Antheren nehmen etwa die Höhe des zweiten Drittels der Perigonröhre ein. Die Pollenkörner sind (nach **209**) schwefelgelb, durchschnittlich 75 μ lang, 25 μ breit; sie zeigen, wie bei fast allen *Liliaceen*, eine glatte, nicht scharf abgegrenzte Längsfalte und im übrigen eine netzförmige Skulptur mit kreisrunden Maschen (**45**). Als Blütenbesucher sind (zumeist an kultivierten Exemplaren) neben Honigbienen noch 12 andere *Apiden*-Arten, einige Tagfalter, 2 *Syrphiden* und ein Glanzkäfer aus der Gattung *Meligethes* beobachtet worden. Die besuchenden Insekten können Fremd- und Selbstbestäubungen bewirken, spontane Autogamie könnte trotz der Homogamie der Blüten höchstens in solchen eintreten, die zufällig aufgerichtet stehen, da die Narbe sich unterhalb der Antheren befindet. (**171**, **142**, **102**.) — (K.)

Die Frucht ist niedergedrückt-kugelig und enthält in jedem Fache meist 8—12 Samen (Fig. 328, 5, 6); bei den wilden Formen hat sie nur eine mäßige Größe, bei den Gartenformen wird sie oft sehr dick. — (G.)

90. Hyacinthus romanus L. Römische Hyazinthe.

Diese einzige im Gebiet wirklich einheimische *Hyacinthus*-Art wächst an ihren wilden Standorten gern an sonnigen Hügeln, unter Gebüschen, auch am Grunde von Mauern und an Wegrändern. Sie ist im österreichischen Küstenlande und in Istrien heimisch, außerhalb unseres Gebietes auch auf der iberischen Halbinsel, in Südfrankreich und an der Riviera, in Italien, auf der Balkanhalbinsel, Cypern und in Nordafrika.

Die Zwiebel (Fig. 329, 1 und 2), die von Loew (Manuskr.) im April und Ende Juli, als die Pflanze unreife Früchte trug, untersucht wurde, zeigt bis zu 11 Schuppen, ist etwa 3 cm dick und 3,4 cm lang. Ihre Wurzeln waren im Frühjahr ca. 7 cm lang, 2,5 mm dick und an der Oberfläche gerunzelt, hatten sich also jedenfalls verkürzt. Auf einem durch die Mitte der Zwiebel geführten Querschnitt sieht man, daß die äußeren Schuppen die ganze Zwiebel umfassen, die 5. griff mit ihren Rän-



Fig. 329. *Hyacinthus romanus.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Querschnitt durch eine Zwiebel, 3 : 1. 3 Aufgeschnittene Blüte, 4 : 1. 4 Stück eines Fruchtstandes, 2 : 1. 5 Frucht von oben, 3 : 1. 6 Samen mit der länglichen Anheftungsstelle, ca. 20 : 1. 7 Längsschnitt des Samens parallel zur Anheftungsstelle, im Innern der Keimling, 20 : 1. 8 Querschnitt des Samens senkrecht zur Anheftungsstelle, 20 : 1. 9 Tieferer Querschnitt des Samens, 20 : 1. — (1 u. 3 nach Reichenbach, 2—9 Orig. Loew.)

dern noch übereinander, was bei den nächstinneren nicht mehr der Fall war, und die 8.—10. nahmen kaum mehr die Hälfte des Umfanges ein. In der Achsel des im Innern stehenden Blütenstengels mit dem obersten Blatte steht die bereits gut ausgebildete Hauptknospe. Nicht selten sind mehrere, bis zu 4 Blütenstengel vorhanden, die je eine sehr verkürzte Achse mit nur einem Niederblatt, einem adossierten Vorblatt, darstellen. An den 1. Blütenstengel legt sich (Fig. 330) mit dem Rücken ein zweikieliges Niederblatt an, welches als einziges Blattorgan des mit dem Blütenstengel 2 abschließenden Sprosses (abgesehen von den Hochblättern des Blütenstandes) anzusehen ist. An den 2. Blütenstengel legt sich gleichfalls ein zweikieliges Vorblatt an, das zu dem mit Blütenstengel 3 abschließenden Sproß gehört. Vor diesem steht wieder ein kleines Vorblatt, welches den Sproß 4 beginnt und in seiner mit dem Blütenstengel 4 gebildeten Achsel die Knospe für die Hauptzwiebel des nächsten Jahres trägt. Im jugendlichen Zustand umgreifen die Vorblätter jeweilig den von ihnen begonnenen Sproß, später werden durch die Entwicklung ihrer Achselprodukte ihre Ränder auseinander gedrängt.

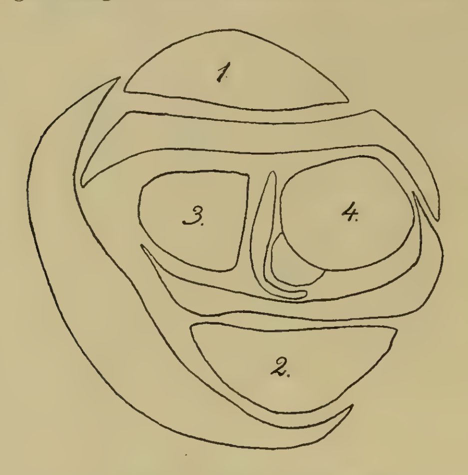


Fig. 330. *Hyacinthus romanus*, Querschnitt durch die Mitte einer Hauptknospe mit 4 Blütenständen 1, 2, 3, 4; vergr. (Orig. Loew.)

Die Blätter werden an jeder Sproßgeneration meist zu 4—5 entwickelt; zur Blütezeit stehen sie meist aufrecht ab, später legen sie sich hin und bereits vor der Fruchtreife beginnen sie abzusterben. Nach Loews Messungen (Manuskr.) war von abstehenden, völlig ausgewachsenen Blättern das längste ca. 40 cm, das nächste 36 cm lang, während zur Blütezeit das längste Blatt nur 15 cm maß; ihre Breite schwankt zwischen 5 und 15 mm und beträgt meist etwa 10 mm. Zuletzt überragen sie fast stets den Stengel erheblich und sind beiderseits allmählich verschmälert; sie haben eine lebhaft grüne Farbe und sind namentlich anfangs oberseits rinnig.

Der ausgewachsene Stengel wird auch zur Fruchtzeit kaum über 35 cm lang. Der Blütenstand trägt meist etwa 20—30, mitunter bis 40 Blüten und ist ziemlich locker; die Hochblätter sind klein, von länglich-dreieckiger Gestalt. Die zur Blütezeit aufrecht abstehenden Blütenstiele sind im unteren Teil der Traube bis über 1 cm lang und verlängern sich zur Fruchtzeit noch bis auf etwa 1,5 cm. Das Perigon (Fig. 329, 3) hat eine Länge von 8—10 mm, eine glockige Gestalt und hellblaue, selten weiße Farbe; seine freien Abschnitte sind lanzettlich und spitzlich. Die Staubblätter sind am Schlunde der Perigonröhre etwa in gleicher Höhe eingefügt, ihre zusammengedrückten, etwa 2 mm langen Staubfäden ebenfalls blau gefärbt. — (G.)

Das Hervorwachsen des von den Laubblättern eingeschlossenen Blütensprosses über den Boden geht in derselben Weise vor sich wie bei *H. orientalis* (5). Die Blütezeit fällt in den April. Die Blüten nehmen auf ihren aufrecht-abstehenden Stielen eine schräg aufgerichtete bis horizontale Lage ein; ihr Perigon hat eine glockige, ungefähr 4—5 mm lange Röhre und etwa ebenso lange, nach vorn ausgestreckte Zipfel. Die Antheren stehen im Blüteneingang und werden von der kleinen runden Narbe ein wenig überragt, sodaß bei eintretendem Insektenbesuch Fremdbestäubung etwas begünstigt erscheint. Weiteres ist über die Blüteneinrichtung nicht bekannt. — (K.)

Die auf aufwärts gebogenen Stielen aufrecht abstehenden Früchte (Fig. 329, 4 und 5) sind kugelig bis breit verkehrteiförmig, nach Loew durchschnittlich etwa 15 mm lang und 11 mm dick; meist sind sie stumpf-dreikantig, aber auch auf den Flächen noch mit ganz stumpfen Kanten versehen. Jede Klappe der aufspringenden Kapsel weist etwa 7 Querrunzeln auf, jedes Fach enthält 1 oder 2 kugelige Samen mit kleinem länglichen Nabel (Fig. 329, 6—9). Diesem parallel liegt im Innern des nach Loew hornigen Nährgewebes der Keimling, der sich im oberen Teile des Samens seitlich zur Samenschale wendet. — (G.)

21. Gattung. **Muscari Mill. Traubenhyazinthe.**

(Bearbeitet von P. Graebner und O. Kirchner.)

Obwohl diese Gattung namentlich der Sektion *Bellevallia* der vorhergehenden Gattung sehr nahe steht, sind die Arten doch durch die kugelige bis krugförmige Gestalt des Perigons gekennzeichnet, welches an der Spitze zusammengezogen ist und dort nur kurze Mündungszipfel trägt; diese sind auch bei der sonst durch die röhrig-krugförmige Perigonröhre und deren abstehende Abschnitte der Gattung *Hyacinthus* noch am nächsten stehenden Sektion *Muscarimia* klein. Die zweite Sektion *Botryanthus* besitzt einen dichten Blütenstand mit nur wenigen unfruchtbaren Blüten am Gipfel, die von den normalen fruchtbaren wenig verschieden gestaltet und jedenfalls nicht zu einem endständigen Schopf zusammengedrängt sind; das Perigon ist meist nur 2—4, selten bis etwa 5 mm lang; alle Staubfäden sind in derselben Höhe eingefügt. Bei der dritten Sektion *Leopoldia* ist der Blütenstand stets locker, zur Fruchtzeit oft sehr verlängert, an der Spitze mit einem Schopf unfruchtbarer Blüten versehen, die in Gestalt und Färbung von den unteren fruchtbaren sehr abweichen.

1. Sektion. ***Muscarimia*** Kostel.

91. Muscari moschatum Willd. Muskathayzinthe.

Von den 2 Arten der Sektion wird *M. moschatum* wegen des eigenartigen Duftes seiner Blüten und wegen seiner alten medizinischen Verwendung seit langer Zeit in den Gärten angebaut. Ursprünglich stammt es aus Kleinasien, dem Kaukasus und Kurdistan und findet sich bei uns jetzt in Bauerngärten u. ä.; im südlichen Europa ist es stellenweise völlig eingebürgert und auch im nördlichen Gebiet in Hecken, an Zäunen, sogar zwischen dem Pflaster zu finden.

Die Zwiebel (Fig. 331, 1 und 3) ist nach den von Loew (Manuskr.) zu Anfang August ausgeführten Untersuchungen meist länglich-eiförmig, ca. 5 cm lang und 3 cm dick. Die mäßig zahlreichen Wurzeln, die eine Länge von etwa 15 cm erreichten, waren bis zu 4 mm dick; ihre besonders im oberen Teil starke Querrunzelung zeigt ihre Kontraktionsfähigkeit. Außen ist die Zwiebel mit dünnen braunen Häuten umkleidet. Bei jeder Sproßgeneration, also an der in der Achsel des Blütenstengels stehenden Hauptknospe, werden (Fig. 331, 4 und 5) zunächst 2 dicke fleischige Schuppenblätter entwickelt, die typische Niederblattnatur haben; nur das obere zeigt die Andeutung einer Spreite, das untere wird durch den alten Blütenstengel am Rücken 2 kielig eingedrückt. Auf sie folgen die Laubblätter (Fig. 331, 6 und 7), deren unterstes, also das 3. Blatt überhaupt, zur Zeit der Fruchtreife der voraufgegangenen Sproßgeneration bereits gegen 2.5 cm lang sein kann; das nächste Blatt fand Loew 17 mm, das 5. 13 mm; das 6. 9 mm, das 7. 5 mm lang; mitunter sind 6 Laubblätter vorhanden. Innerhalb des innersten ist der Blütenstengel des nächsten Jahres eingeschlossen, in dessen mit der obersten Blattanlage gebildeter Achsel die kurze Vegetationsspitze für die nächstfolgende



Fig. 331. *Muscari moschatum.*

1 Habitusbild, 1:1. 2 Austreibende Zwiebel mit Vermehrungssprossen und Zugwurzeln, 1:1. 3 Querschnitt durch die Zwiebel, vergr. 4, 5 die beiden Niederblätter der Hauptknospe, 2 : 1. 8, 9 Früchte, ca. 2 : 1. — (1, 8, 9 nach Reichenbach, 2—7 Orig. Loew.)

Sproßgeneration vorhanden war. Nicht selten bilden sich 2 oder auch 3 Nebenzwiebeln aus, doch scheint die durch sie bewirkte vegetative Vermehrung nicht allzu ausgiebig zu sein, da man die blühenden Zwiebeln oft einzeln oder nur zu wenigen beieinander findet.

Die Blätter sind breit-linealisch, überragen meistens den Blütenstand und fallen durch ihre graugrüne Färbung und die zwischen 1 und 2 cm schwankende Breite auf; Loew fand sie noch Anfang August zum Teil erhalten, doch dürfte dies wohl auf eine durch das feuchte Klima des nördlichen Gebietes verursachte Vegetationsverlängerung zurückzuführen sein.

Der Blütenstand (Fig. 331, 1) besteht meist aus 20—50 Blüten, wird 10 bis 20 cm lang, ist ziemlich dicht und von kurz-zylindrischer Gestalt. Die Blüten sind höchstens am Grunde des Blütenstandes ganz kurz gestielt, sonst fast sitzend und ziemlich wagerecht abstehend. Das Perigon der fruchtbaren Blüten ist gelblichgrün, zylindrisch-krugförmig, mit kurzen, fleischigen, zuletzt sternförmig ausgebreiteten Abschnitten; die Staubblätter sind wenig über der Mitte der Perigonröhre eingefügt. Das Perigon der unfruchtbaren oberen Blüten ist etwas kurz gestielt, klein und zierlich, blau gefärbt. — (G.)

Die Pflanze kommt im April und Mai zur Blüte. Die stark nelkenartig duftenden Blüten sind wegen ihrer bleich-grünlichen Farbe wenig augenfällig, stehen horizontal oder schräg nach unten geneigt und sind schwach protandrisch. Durch ihre Stellung und die Enge des Blüteneinganges sind die inneren Blütenteile gegen Regen geschützt. Das Perigon ist zylindrisch-glockig, 8 mm lang, in der Mitte kaum 4 mm dick und vor der Mündung auf etwa 2½ mm zusammengezogen; die 6 fleischigen Perigonzipfel bilden miteinander eine Rosette von gelblicher Farbe, die sich flach auf einen Durchmesser von 4 mm ausbreitet und in der Mitte einen runden Blüteneingang von ca. 1 mm Durchmesser bildet, dessen Rand mit 6 vor den Rosettenzipfeln stehenden kleinen Zähnchen besetzt ist. Im Blütengrunde steht der 3 kantige, 2½ mm hohe Fruchtknoten mit einem 1½ mm langen, an der Spitze in eine 3 lappige Narbe ausgehenden Griffel. Die ungefähr in der Mitte des Blütenglöckchens entspringenden Staubfäden sind kurz und tragen dunkelviolette, reichlich 1 mm lange Antheren, die in der Höhe der Narbe dicht um diese herum stehen. Beim Aufgehen der Blüte sind die Antheren noch geschlossen, der Griffel hat zwar seine volle Länge, aber seine Narbe ist noch nicht ausgebildet. Es öffnen sich zuerst die Antheren der 3 äußeren, dann die der 3 inneren Staubblätter, indem sie mit Längsrissen an den Seiten aufspringen und sich ringsum mit weißlichem Pollen bedecken. Erst wenn sich alle Antheren geöffnet haben, ist die Narbe vollständig entwickelt und nun ist spontane Selbstbestäubung unvermeidlich. Nektar wurde an den von mir untersuchten Exemplaren (Hohenheimer bot. Garten, April 1892) nicht gefunden, aber Sprengel (**171**) hat auf dem Fruchtknoten Nektartröpfchen beobachtet, die jedenfalls auf dieselbe Weise wie bei den übrigen *Muscari*-Arten ausgeschieden werden. Nach dem durchdringenden Duft und dem engen Blüteneingang dürften die Blüten der Bestäubung durch Schmetterlinge angepaßt sein; indessen ist Insektenbesuch an ihnen nicht beobachtet. — (K.)

2. Sektion. *Botryanthus* Baker.

92. Muscari racemosum Mill. Große Traubenhyazinthe.

93. M. neglectum Guss. Übersehene T. 94. M. commutatum Guss. Verwechselte T.

Diese 3 einander sehr nahestehenden und deshalb auch zu einer Gesamtart vereinigten (4, S. 270) Arten unterscheiden sich von *M. botryoides* durch ihr länglich-eiförmiges Perigon und die sehr schmalen, kaum 4 mm breiten und oberseits rinnigen Blätter.

Die ursprünglichen natürlichen Standorte von *M. racemosum* sind trockne Abhänge, wo es sich besonders unter Gebüschen oft gesellig findet; viel häufiger ist die Art aber auf Äckern, in Weinbergen und Gärten und an Zäunen anzutreffen, wohin sie besonders durch ihre früher sehr allgemeine und auch jetzt noch häufige Verwendung als Zierpflanze gelangt ist. Wie bei alten Kulturpflanzen vielfach, ist auch bei ihr die ursprüngliche Verbreitung nicht mehr mit Sicherheit festzustellen; in unserem Gebiet erstreckte sich ihr ehemaliger Wohnbezirk vermutlich nur auf den Bereich der pontischen und der mediterranen Flora. Im ganzen übrigen Gebiet ist sie wahrscheinlich nur eingeführt, aber noch im mittleren Mitteleuropa vielfach nicht selten und an geeigneten Standorten verbreitet; nach Norden nimmt sie rasch ab, ist in der ganzen nördlichen Ebene nur spärlich und fehlt auf große Strecken, wie z. B. in Westfalen, ganz. In den Gebirgen ist *M. racemosum* am Südhang der Alpen sowohl im Wallis wie in Tirol bis über 1000 m Meereshöhe beobachtet worden. Außerhalb des Gebietes findet es sich in England, Frankreich, auf der Iberischen Halbinsel und von da aus

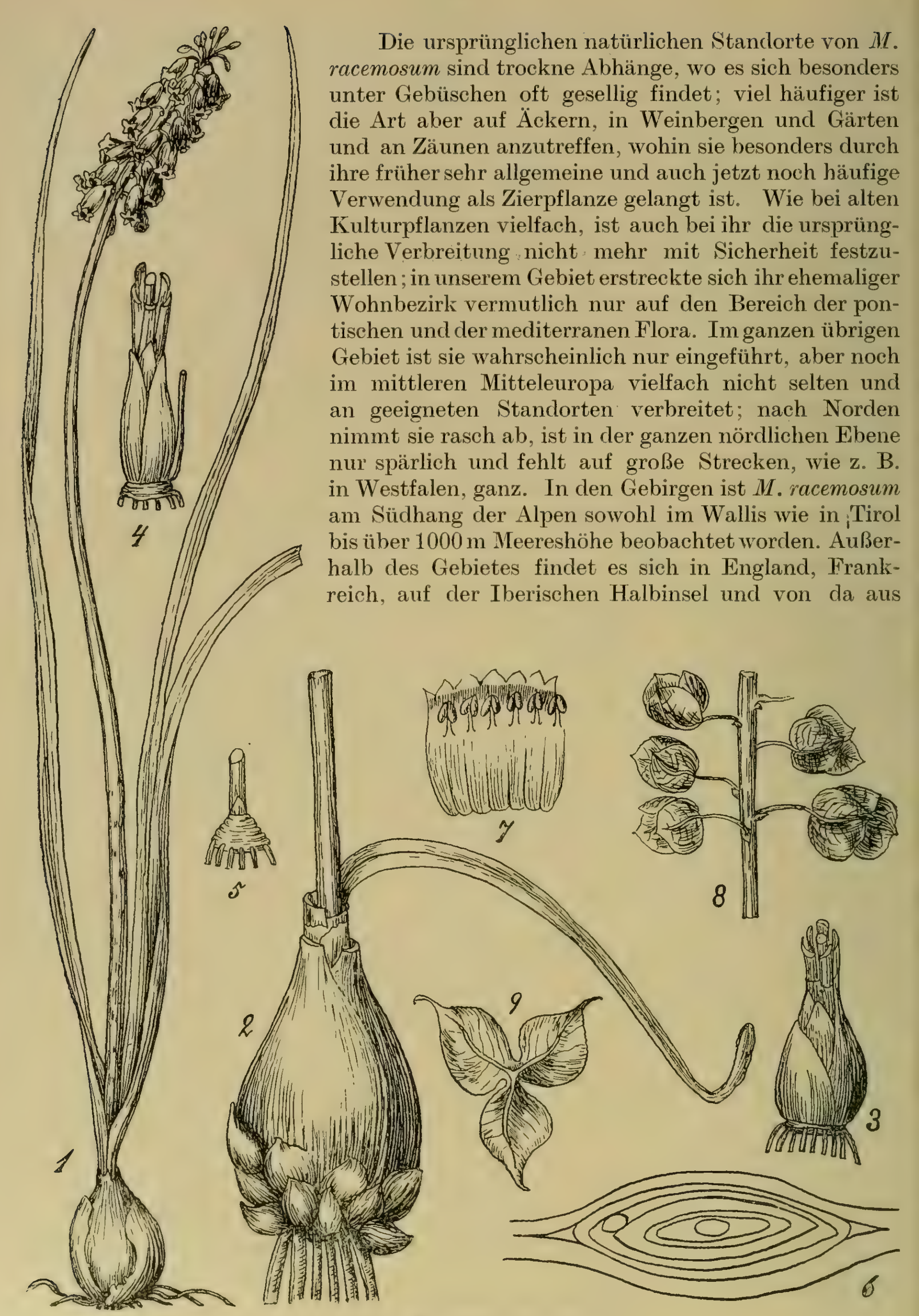


Fig. 332. *Muscari racemosum.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Große Zwiebel mit zahlreichen Nebenzwiebeln, etwas vergr. 3 Zwiebel nach Entfernung der äußeren Hüllen und der Blätter, 1 : 1. 4 Dieselbe nach Entfernung der Zwiebelschuppen den diesjährigen Sproß zeigend, 1 : 1. 5 Rest des Blütenstengels mit der kleinen Hauptknospe aus derselben, 1 : 1. 6 Querschnitt durch eine Nebenzwiebel, ca. 8 : 1. 7 Aufgerollte Blütenhülle, vergr. 8 Stück des Fruchtstandes, vergr. 9 Geöffnete Frucht von oben, stärker vergr. (1, 7 nach Reichenbach, 3—5 nach Irmisch, das übrige Orig. Loew.)

ostwärts bis Ungarn, Südrußland über das ganze südliche Europa und von Vorderasien bis Syrien und Persien, ferner auch in Nordafrika.

M. neglectum, welches mit *M. racemosum* den Duft der Blüten und die 3 eckigen, etwas zurückgeschlagenen Perigonabschnitte gemeinsam hat, sich von ihm aber durch breitere, weitrinnige Blätter und durch die Fruchtbildung unterscheidet, ist bei uns wohl nur an den für *M. racemosum* erwähnten Kultur- und Halbkultur-Formationen bekannt; mit dessen Verbreitungsgebiet stimmt das seinige anscheinend im wesentlichen überein, doch ist es in einigen Gebietsteilen, wie z. B. in der französischen Schweiz und in Südistrien häufiger. Sonst ist *M. neglectum* noch in Frankreich, auf der Iberischen Halbinsel, in Italien, Ungarn, auf der Balkanhalbinsel und in Nordafrika nachgewiesen worden.

M. commutatum hat geruchlose Blüten und sehr kurze, abstehende, nicht zurückgeschlagene Perigonzipfel. Es wächst im Gebiet nur an einigen Standorten bei Pola in Südistrien, ist aber nicht selten in Gärten zu finden. Außerhalb Mitteleuropas reicht sein Wohnbezirk im Mittelmeergebiet von den Balearen und Sizilien über die Balkanhalbinsel nach Syrien und Mesopotamien.

Die Zwiebel von *M. racemosum* (87, S. 80; Loew, Manuskr.) ist eiförmig, ca. 3 cm lang, meist nicht über 2 cm dick (Fig. 332, 1 u. 2); ihre äußeren Häute sind zuletzt rotbraun gefärbt. Diese bestehen fast nur aus Epidermiszellen und zeigen keine deutliche Aderung, nur einzelne Spiralfasern sind noch kenntlich. Der morphologische Aufbau der Zwiebel schließt sich in allen wesentlichen Zügen dem von *Hyacinthus orientalis* an (Fig. 332, 3—5). Jede Sproßgeneration beginnt mit 2—6 spreitenlosen Niederblättern, denen 5—6 Laubblätter und endlich der Blütenstengel folgen; die Hauptknospe in der Achsel des obersten Blattes ist schmal, fast linealisch (Fig. 332,5). Häufig gelangt das oberste Laubblatt nicht zur vollständigen Entwicklung, sondern bleibt in einem Anfangsstadium stehen und zeigt sich später nur als dünnhäutiges Schüppchen. Die meisten Zwiebeln bringen zahlreiche Nebenzwiebeln hervor, und hierauf beruht die sehr ausgiebige vegetative Vermehrung und das häufig sehr gesellige Vorkommen der Art. Loew fand an einer kräftigen Zwiebel außerhalb der braunen abgestorbenen Häute etwa 20 Nebenzwiebeln (Fig. 332, 2 u. 6), und auch innerhalb der Schuppen sind noch zahlreiche angelegt, die durch die lebenden Häute durchschimmern und sich bis zu 3 unter einer Schuppe finden; wo sie gedrängt stehen, sind einige kurz gestielt, mitunter sitzen 2 an demselben Stiel; zumeist werden sie bis etwa 10 mm lang und etwa 6 mm breit. Am Boden der Hauptzwiebel entspringen etwa 30 Wurzeln, die ungefähr 8 cm lang, aber kaum 1 mm dick werden; einige zeigten deutliche Querrunzelung. Im August fand Loew den nächstjährigen Blütenstand schon sehr weit entwickelt.

Die Zwiebel von *M. neglectum* (Loew, Manuskr.) ist meist viel größer als bei der vorigen Art, bis 4 cm lang und 3,3 cm dick (Fig. 333,1); außen ist sie noch stellenweise von braunen Schuppenresten bedeckt. Anfang August hatte sie etwa 25 bis 9 cm lange Wurzeln; der 5 mm dicke, 15 mm im Durchmesser haltende Zwiebelboden hebt sich deutlich von der Zwiebel ab. Hinter der äußersten und der nächstfolgenden Schuppe fand sich je eine Nebenzwiebel, hinter der 9. der abgestorbene Rest des diesjährigen Fruchtstandes; das auf ihn folgende Vorblatt war an der Spitze abgestorben und trug dort eine Narbe; es legte sich 2kielig dem Fruchtstengel an und umschloß als schlanke Hülle die Hauptknospe bezw. den Verjüngungssproß, der 7 Blattanlagen und im Innern den Blütenstand erkennen ließ; das erste Laubblatt hatte eine Länge von 23 mm, das 5. war noch 13 mm lang (Fig. 333, 2—5).

M. commutatum hatte (Loew, Manuskr.) Anfang August die ersten 3 seiner Laubblätter bereits bis zu einer Länge von 4 cm über die Zwiebel herausgetrieben; diese ist mittelgroß, ca. 4 cm lang und 3 cm dick (Fig. 334, 1 u. 2). Die abgestorbenen Blätter des letzten Jahres waren zum Teil noch erhalten, die bis 11 cm langen Wur-

zeln teils dicke, deutlich quergerunzelte Zug-, teils dünne Nährwurzeln; es waren bis zu 40 und mehr Wurzeln, darunter viele mehr oder weniger verzweigte vorhanden. Zahlreiche Nebenzwiebeln waren schon äußerlich sichtbar und wie die Hauptzwiebel in kräftigem, an der Verlängerung der Blätter erkennbarem Wachstum begriffen. Die abgestorbenen Hüllen der Hauptzwiebel sind braun, hinter ihnen und den Nebenzwiebeln liegt ein etwa 6 mm dicker und bis zu 21 mm breiter Zwiebelboden, auf dem die noch lebenden Zwiebelschuppen verhältnismäßig lose stehen. An kräftigen Zwiebeln waren bis zu 3 Jahrgängen von Blättern bezw. Schuppen erhalten. Nach etwa 9—10 Schuppen folgt der noch gut erhaltene letztjährige Fruchtstengel, an den sich wieder das erste Blatt als Vorblatt anlehnt. Auf einem genau 1 cm über der Basis der alten Grundachse geführten Querschnitt (Fig. 334,4) nahm der Blütenstand für das nächste Jahr, an dem die Entwicklung der Blütenknospen schon weit vorgeschritten war, einen recht beträchtlichen Teil ein; außerhalb desselben waren an diesem Jahresspproß 8 Blattanlagen sichtbar.

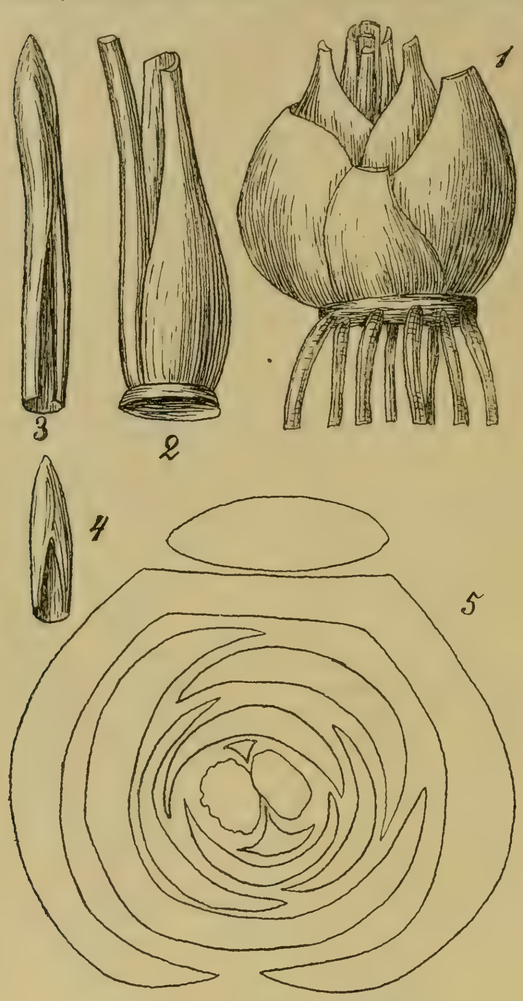


Fig. 333. *Muscari neglectum.*
1 Zwiebel, etwas vergr. 2 Blütenstengel und oberstes Blatt, stärker vergr. 3, 4 Blätter der Hauptknospe, stark vergr. 5 Querschnitt durch eine Zwiebel mit zwei Blütenständen, vergr. (Orig. Loew.)

Der Blütenstengel von *M. racemosum* und von *M. neglectum* ist meist etwa 10—50 cm hoch, der von *M. commutatum* nur 5—15 cm. Die Blätter erreichen bei *M. racemosum* etwa die Länge des Stengels, sind schlaff, zuletzt bogenförmig zurückgekrümmt, oberseits gefurcht oder schmal rinnig; bei *M. neglectum* werden sie zuletzt viel länger als der Stengel und sind weitrinnig; die meist in der Zahl von 5—6 vorhandenen Laubblätter von *M. commutatum* sind schmal linealisch, rinnig, und überragen zuletzt an Länge den Stengel, beginnen sich aber, da sie schlaff sind, bald niederzulegen.

Der Blütenstand von *M. racemosum* (Fig. 332,1) trägt meist 10—30 Blüten, der dichter gebaute und dickere von *M. neglectum* gewöhnlich 30—40, der eiförmige von *M. commutatum* meist 10—20. Die Blütenstiele der beiden ersten Arten sind etwa 3 mm lang und mit Ausnahme derjenigen der unfruchtbaren Blüten nickend, die von *M. commutatum* sind kaum über 2 mm lang und nur an den unteren Blüten nickend.

Das Perigon der eigentümlich (nach Ascherson wie Pflaumen) duftenden Blüten von *M. racemosum* (Fig. 332,7) ist 4—6 mm lang, lebhaft dunkelblau mit weißlichen Zähnen; die nur in geringer Anzahl vorhandenen unfruchtbaren Blüten sind kleiner und kürzer gestielt; bei *M. neglectum* wird das Perigon bis 6 mm lang. Das von *M. commutatum* ist etwa 5 mm lang, dunkelviolett mit ebenso gefärbten Zähnen, oberwärts gefurcht und unter den Zähnen plötzlich verengt; unfruchtbare Blüten sind nur in sehr geringer Zahl ausgebildet oder fehlen ganz. — (G.)

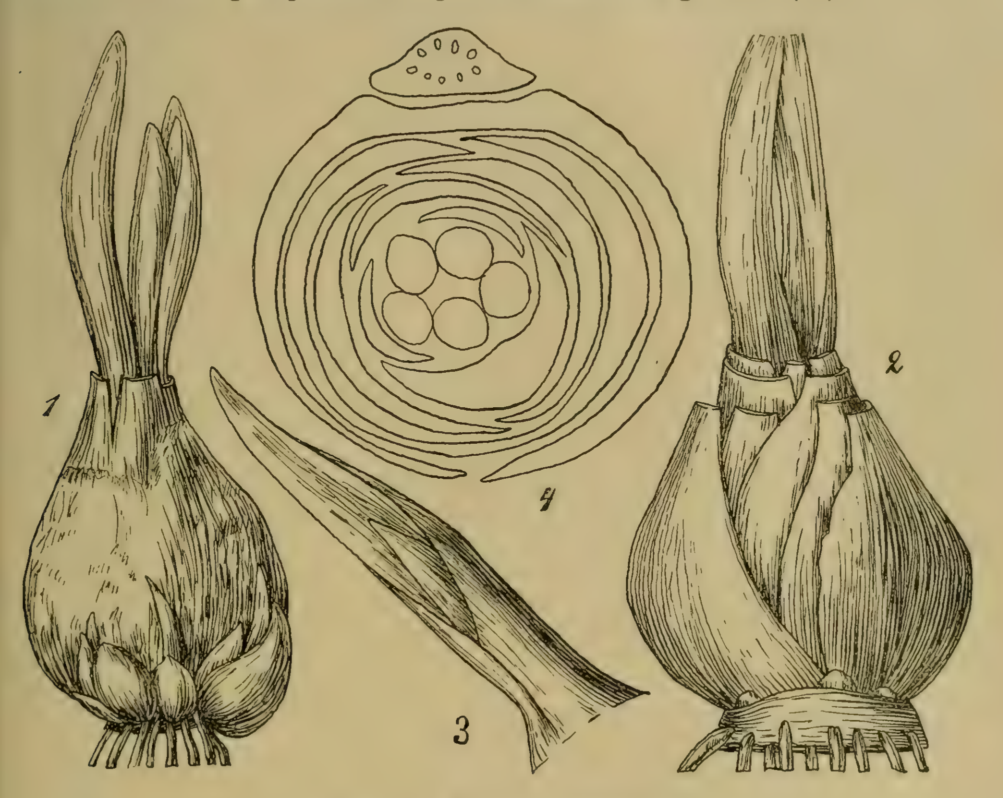


Fig. 334. *Muscari commutatum.*
1 und 2 Austreibende Zwiebeln, erstere mit Nebenzwiebeln, vergr. 3 Scheidenblatt mit Laubblatt, vergr. 4 Querschnitt durch die Mitte der Zwiebel kurz vor der Blüte, vergr. (Orig. Loew.)

Der unterirdisch überwinternde Blütensproß von *M. racemosum* wird von den Blättern so umschlossen, daß er zum Hervortreten über den Boden keiner besonderen Vorrichtungen bedarf (5). Der reichblütige Blütenstand ist im April oder Mai vollständig entwickelt und kommt zur Blüte. Die zuerst fast senkrecht aufgerichteten Blütenknospen (**62**, S. 104) spreizen sich später auf ihren Stielen, die zuletzt bis 3 mm lang werden, ab und sind zur Zeit der Anthese mit Ausnahme der obersten, die aufrecht bleiben, nickend; durch diese abwärts gerichtete Stellung und die kleine Öffnung des Perigones sind Nektar, Narbe und der (nach **112**, S. 273) gegen Nässe sehr empfindliche Pollen vor dem Regen sehr gut geschützt. Von den bis über 40 Blüten des dichten Blütenstandes, die einen schwachen Duft von sich geben, sind die unteren 25—35 vollkommen zwitterig und schwach protogynisch. Ihr kurz-eiförmiges Perigon ist etwa 6 mm lang, an der weitesten Stelle $3\frac{1}{2}$—$3\frac{3}{4}$ mm weit, außen dunkelviolett und bereift, an der Mündung mit 6 weißen, horizontal

nach außen gebogenen, kurzen 3eckigen Zähnen versehen, die wohl als Saftmal zu deuten sind. Die in der Regel schon vor dem Aufblühen geschlechtsreife Narbe steht zwischen den Antheren, die nach dem Aufgehen der Blüte aufspringen, indem sie sich an ihrer Innenseite mit Längsspalten öffnen; zuerst platzen die Antheren der 3 äußeren, etwas höher inserierten, dann, oft nach einer ziemlich langen Pause, die der inneren Staubblätter auf. Da sie sich gegen die Blütenmitte neigen, ist spontane Autogamie unvermeidlich. Der Fruchtknoten enthält 3 Doppelnektarien, da die Nektarabsonderung in 3 äußeren, an den Scheidewänden gelegenen Rinnen und in 3 schmalen inneren, in der Verwachsungslinie der Fruchtblätter liegenden einfachen Spalten erfolgt; beide Nektarien stimmen in ihrer Ausdehnung überein und vereinigen sich am Gipfel des Fruchtknotens, wo der Austritt von 3 kleinen Nektartröpfchen erfolgt (164). Wegen der geneigten Stellung der Blüten fließt der Nektar nicht in den Blütengrund, sondern gegen die Fruchtknotenspitze. Gegen den Gipfel des Blütenstandes tritt eine allmähliche Verkümmerung der Blüten ein. Oberhalb der vollkommenen Zwitterblüten befinden sich einige von demselben Aussehen, in denen aber die männlichen oder die weiblichen oder auch beiderlei Organe rückgebildet sind, und über ihnen folgen mehrere, meist 3—9, durchaus geschlechtslose. Deren Perigon ist meist heller gefärbt, von länglich-elliptischer Gestalt, im obersten Viertel am weitesten, nach der Basis meist sehr verengt. Die untersten dieser Blüten sind 6 mm lang, $2\frac{1}{2}$—$2\frac{3}{4}$ mm weit, die oberen gewöhnlich bedeutend kleiner; sie öffnen sich in normaler Weise, doch sind die Mündungszähne des Perigons viel kleiner. Ihr Fruchtknoten ist sehr klein, die Filamente sind sehr verkürzt oder ganz verschwunden, die kleinen Antherenreste selten noch in 2 Kreise angeordnet, vielmehr meistens im unteren Viertel des Perigons zerstreut; bisweilen sind die Reste der Geschlechtsorgane ganz oder fast ganz verschwunden. Die Annahme, daß die obersten sterilen Blüten die Augenfälligkeit des Blütenstandes erhöhten, läßt sich bei ihrer geringen Zahl und Größe kaum aufrecht erhalten; tatsächlich beobachtete A. Schulz, daß Blütenstände, an denen der obere sterile Teil entfernt worden war, von Insekten eben so reichlich beflogen wurden, wie die unversehrten. Als Blütenbesucher wurden hauptsächlich Honigbienen und andere Apiden, die auch Saft in den Blüten erbohren, im Süden die Langhornbiene *Eucera longicornis*, und gelegentlich der Tagfalter *Vanessa urticae* beobachtet. Die Honigbienen bewirken neben Fremdbestäubungen auch stets Selbstbestäubung. (**171**, **143**, **169**, **116**, **102**.)

Die Blüteneinrichtung von *M. neglectum* ist der von *M. racemosum* in der Hauptsache sehr ähnlich, doch konnte ich an den (bei Bordighera, 15. April 1903) untersuchten Exemplaren keine Protogynie feststellen, und die Stellung von Narbe und Antheren zueinander scheint spontane Autogamie auszuschließen. Die Blütezeit fällt in den März bis Mai. Die in einem dichten und dicken Blütenstande vereinigten Blüten haben eine pflaumenblaue Farbe und einen pfirsichartigen Duft, die oberen unfruchtbaren sind dunkler blau. Während des Blühens sind die Zwitterblüten schräg abwärts geneigt, ihr $6\frac{1}{2}$ mm langes, in der Mitte $4\frac{1}{2}$ mm weites Perigon besitzt einen kaum 2 mm weiten Eingang, der von 6 kleinen weißen Zähnchen eingefaßt ist. Auf dem hellgrünen kugeligen, $1\frac{1}{2}$ mm hohen Fruchtknoten steht ein bläulichweißer, 2 mm langer Griffel, der eine weiße Narbe trägt; etwa 2 mm oberhalb des Blütengrundes sind die dunkelblauen Filamente eingefügt, deren Antheren einen weißlichen Pollen entlassen und von der Griffelspitze nicht ganz erreicht werden. Als Blütenbesucher beobachtete Loew (**116**) im Berliner botanischen Garten die Apide *Osmia rufa* Saft bohrend.

M. commutatum blüht im März und April; die Bestäubungseinrichtung seiner fast geruchlosen Blüten ist nicht untersucht. — (K.)

Die Frucht des *M. racemosum* (Fig. 332, 8 u. 9) ist etwa 7 mm lang und steht auf ziemlich starrem Stiele wagrecht ab; an der Spitze ist sie niemals ausgerandet,

Lebensgeschichte
der
Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Von

DR. O. VON KIRCHNER
Professor der Botanik an der landw. Hochschule
Hohenheim.

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der eidgen. technischen Hochschule
Zürich.

Lieferung 21.

Band I, 3. Abteilung, Bogen 39—44: Liliaceae. Dioscoreaceae.

Mit 154 Einzelabbildungen in 67 Figuren.

STUTTGART 1914.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Subskriptionspreis Mk. 3.60. Einzelpreis Mk. 5.—.



ihre dünnhäutigen, etwas fiedernervig-runzeligen Klappen sind oben flach abgerundet oder meist abgestutzt. Bei *M. neglectum* ist die Frucht etwas breiter als lang, ihre Klappen sind rundlich-verkehrteiförmig, an der Spitze deutlich abgerundet; bei *M. commutatum* sind die Klappen länglich-eiförmig, an der Spitze abgerundet. — (G.)

95. Muscari botryoides Mill. Kleine Traubenhyazinthe.

Man findet diese Pflanze sowohl in Wäldern als auf sonnigen Hügeln, hier meist unter Gebüsch, und auf trockenen Wiesen; sie lebt meist recht gesellig, oft so, daß zur Blütezeit der Boden auf größeren Flecken blau gefärbt erscheint. Im südlichen und mittleren Teile des Gebietes ist die Art meist nicht selten, die Nordgrenze ihres natürlichen Vorkommens ist nicht genau festzustellen, weil die zerstreuten Fundorte im norddeutschen Flachlande sicher infolge früherer Kultur als Zierpflanze

Fig. 335. *Muscari botryoides.*

1 Habitusbild, 1 : 1. 2 Zwiebel nach Entfernung der äußeren Hüllen, etwas vergr. 3—6 Nacheinander folgende Blätter der Hauptknospe, vergr. 7 Junger Blütenstand mit einem kleinen, seitlichen, etwas vergr. 8 Aufgerollte Blütenhülle, vergr. 9 Stück des Fruchtstandes, 1 : 1. 10 Querschnitt einer Frucht, vergr. (1, 8, 9 nach Reichenbach, 2 nach Irmisch, das übrige Orig. Loew.)

entstanden sind. Nach Osten scheint der Typus der Art die Grenze unseres Gebietes nicht zu überschreiten, denn nach A. von Degen lebt bereits in Ungarn außer einer unser Gebiet nicht berührenden Rasse nur die von Südtirol bis Istrien und weiter nach Dalmatien, Macedonien und Griechenland verbreitete Rasse *Kerneri* Richter. Im westlichen Europa ist die Art in Frankreich und auf der Iberischen Halbinsel, im südlichen in Italien und auf der Balkanhalbinsel heimisch, außerhalb Europas noch in Kleinasien und Transkaukasien.

Die Zwiebel (87, S. 80; Loew, Manuskr.) ist etwa 2,5 cm lang und 2 cm dick, und entwickelt in jeder Sproßgeneration meist nur 2, seltener 3 Laubblätter. Sind nur 2 Laubblätter vorhanden, so folgt auf das obere meist ein dünnhäutig bleibendes Niederblatt, in dessen Achsel die Fortsetzungsknospe, die künftige Hauptzwiebel, steht; seltener fehlt dieses Blatt und die Hauptknospe befindet sich dann in der Achsel des oberen Laubblattes. Bei Ausbildung von 3 Laubblättern steht die Hauptknospe fast stets in der Achsel des obersten, und nur selten ist noch ein schuppenartiges Niederblatt vorhanden. In kräftigen Zwiebeln fand Irmisch bis zu 5 Blütenstengelreste, sodaß also mit dem diesjährigen Blütenstengel nicht weniger als 6 Jahrgänge an der Bildung der Zwiebel beteiligt waren. Die Nebenzwiebeln stehen bei dieser Art auf einem ziemlich dicken Stiel, ihre ersten Laubblätter, wie die jungen Zwiebeln überhaupt, sind halbstielrund und haben ebenso wie die sie umgebenden Schuppenblätter eine kurze geschlossene Scheide. Anfang bis Mitte August zeigen die Zwiebeln die nächstjährige Sproßgeneration schon ziemlich entwickelt, wenn auch nicht so weit fortgeschritten wie bei manchen andern Arten. Die Hauptknospe hatte zu dieser Zeit eine Länge von 3 cm und eine Dicke von 7 mm, die freigelegte Grundachse war 13 mm breit und 6 mm dick. Der Sproß (Fig. 335, 2—6) begann mit 2 Niederblättern, die als weiße Scheiden ausgebildet, schlank und in eine stumpfliche Spitze verschmälert waren, und deren Ränder bis zum Grunde so weit getrennt waren, daß sie einander bei weitem nicht berührten. Beide Niederblätter waren etwa 2,5 cm lang und wurden von den Spitzen der zwischen ihnen hervorwachsenden gelbgrünen Laubblätter überragt, deren äußerstes fast 3 cm lang war, das folgende oben umfaßte und mit seiner kappenförmigen Spitze darüber griff. Die geringen Größenunterschiede der Laubblätter erklären ihre rasche und gleichzeitige Entfaltung im Frühjahr: an einem 3blätterigen Exemplar maß das erste Blatt 29, das zweite 26, das dritte 23 mm in der Länge. In einem Falle fand Loew eine Zwiebel, bei der 3 weiße spreitenlose Vorblätter vorhanden waren. Wie bei anderen Arten der Gattung und wie bei *Hyacinthus*, entwickelt eine Zwiebel bisweilen durch Spaltung 2 Blütenstände, indem 2 Verjüngungsknospen aus 2 Blattachseln oder, anscheinend häufiger, 2 Blütenstände als Angehörige einer Verjüngungsknospe nebeneinander entstehen, von denen der kräftigere Hauptblütenstand sich zuerst entwickelt und der zweite erst nach dessen Abblühen folgt (Fig. 335, 1, 7).

Der Stengel wird meist 10—20 cm hoch und an trockenen Orten oft so starr, daß auch die Fruchtstände aufrecht stehen bleiben, während er in Gartenboden, im Schatten u. dergl. bald umsinkt. Die Blätter stehen während der Blütezeit aufrecht und werden meist nicht länger als der Stengel; sie sind oberwärts am breitesten, bis 8 mm breit, und verschmälern sich von der stumpfen Spitze nach dem Grunde hin; nur bei der Rasse *Kerneri* sind sie schmal-linealisch, 2—4 mm breit und nach dem Grunde weniger verschmälert.

Der Blütenstand ist ziemlich kurz, bei Beginn des Blühens länglich, später zylindrisch; bei der südlichen Rasse *Kerneri* ist er wenigblütig und etwas locker. Die Blütenstiele sind kürzer, oft kaum halb so lang als das Perigon, bei *Kerneri* auffallend dünn; entweder stehen sie ab oder sie nicken, besonders an den unteren Blüten. An der Spitze des Blütenstandes sind stets mehrere unfruchtbare Blüten vorhanden; die fruchtbaren haben ein etwa 4 mm langes, blaues Perigon mit

weißen zurückgebogenen Abschnitten. Bei der Rasse *Kerneri* ist es nur etwa 2/3 so lang wie beim Typus und von hellerem Blau. Alle Blüten sind duftlos. — (G.)

Die Blüten von *M. botryoides* sind im April und Mai entwickelt. Der Blütensproß stimmt in seinem Bau und in der Art, wie er aus dem Erdboden hervorwächst, mit dem von *M. racemosum* überein. Der ziemlich kurze, längliche, zuletzt zylindrisch werdende Blütenstand ist dicht; im Knospenzustand stehen die Blüten ziemlich senkrecht aufwärts, werden aber später durch Krümmung der weniger als 2 mm langen Blütenstiele nickend oder meist abwärts hängend. Das Perigon ist bei den Zwitterblüten dunkel violett-blau mit weißen zurückgebogenen Zipfeln, an Gartenformen, bei var. *Kerneri* und besonders bei var. *transsilvanicum* auch heller blau oder weiß, von kugelig-eiförmiger Gestalt und etwa 4 mm Länge. Die meisten dieser Blüten hängen senkrecht nach unten, die darüber stehenden schräg abwärts, die obersten stehen ungefähr wagrecht. Sie sind homogam, da schon beim Aufblühen die Narbe wie die nach innen sich öffnenden Antheren geschlechtsreif sind. Frei abgesonderter Nektar wurde in den Blüten nicht aufgefunden; danach scheinen die auch bei dieser Art in derselben Ausbildung wie bei den verwandten vorhandenen Septaldrüsen nur wenig oder gar keinen Nektar auszusondern. H. Müller vermutet, daß die besuchenden Insekten aus den Geweben des Fruchtknotens und des Perigones, die beide sehr saftreich sind, durch Anbohren Saft gewinnen. Bei Insektenbesuch kann sowohl Fremdbestäubung wie Selbstbestäubung vermittelt werden, und da die Narbe zwischen den Antheren steht, so dürfte auch spontane Autogamie regelmäßig stattfinden. Oberhalb der Zwitterblüten stehen am Gipfel des Blütenstandes einige unfruchtbare Blüten von hellblauer Farbe auf schräg aufgerichteten Stielen; sie bleiben stets geschlossen und enthalten ganz verkümmerte Geschlechtsorgane. Besucher und Bestäuber der Blüten sind vorzugsweise Honigbienen, daneben auch andere Apiden (*Anthrena fulva*) und Schwebfliegen (*Eristalis aëneus*). **(143, 98, 116)**. — (K).

Die Frucht (Fig. 335, 9 und 10) steht wagrecht ab und hat verkehrteiförmige Klappen. — (G.)

3. Sektion. *Leopoldia Parl.*

96. Muscari comosum Mill. Schopfige Traubenhyazinthe. 97. M. Holzmanni Freyn Holzmanns T. 98. M. tenuiflorum Tausch Schmalblütige T.

Die dieser Sektion angehörigen Arten zerfallen in 2 Gruppen, deren erste, *Breviflorae* Heldr., durch ein kurz-zylindrisches bis eiförmig-glockiges Perigon ausgezeichnet, die beiden nahe miteinander verwandten Arten *M. comosum* und *M. Holzmanni* enthält, während die zweite, *Tenuiflorae* Heldr., mit röhrig-zylindrischem Perigon, *M. tenuiflorum* in sich schließt.

M. comosum wächst ursprünglich vorzugsweise in Gebüschen und an Abhängen besonders auf sandigem Boden, geht aber namentlich in dem Gebiete seiner eigentlichen Heimat in die Kultur- und Halbkulturformationen, wie Äcker u. dergl. über. Im südlichen und mittleren Mitteleuropa ist die Art meist verbreitet und häufig, in der norddeutschen Ebene fehlt sie aber fast ganz und findet sich hier nur in Schlesien und der Oberlausitz wild, sonst nur hier und da unter Gebüschen und an Zäunen verwildert. Im Wallis steigt sie bis 1400 m, in Südtirol bis 1130 m. Ihre durch große Blüten mit zitronengelben Abschnitten und keinen Schopf bildende oder ganz fehlende unfruchtbare Blüten ausgezeichnete Rasse *Calandrinianum* (Parl.) ist nur bei Görz und in Istrien verbreitet. Außerhalb des Gebietes wächst *M. comosum* noch in Frankreich, Italien, auf der Iberischen und Balkanhalbinsel und geht von da über Ungarn bis Südrußland, in Vorderasien bis Mesopotamien, ferner nach Nordafrika. *M. Holzmanni* bewohnt sonnige steinige Abhänge und ist im Gebiet nur von wenigen Standorten aus Istrien bekannt; sonst kommt es in Venetien und

Kroatien, in Unteritalien, Corsica, Griechenland, Kreta und Kleinasien vor. *M. tenuiflorum*, das fast ausschließlich in wilden Formationen, besonders in Gebüschen, an Abhängen und in lichten Wäldern wächst, ist ein typisches Element der Pontischen Flora und als solches im südöstlichen Gebiet verbreitet: es findet sich namentlich in Niederösterreich, Mähren und Böhmen und reicht bis nach Nordthüringen, Staßfurt und Halle, in Bayern nach Westen bis Regensburg. Außerhalb des Gebietes ist die Art durch Ungarn und Siebenbürgen nach Südrußland, über die Balkanhalbinsel und die Krim bis nach Kleinasien verbreitet.

Die Zwiebel von *M. comosum* (Loew, Manuskr.) war im August etwa 3,5 cm lang und 2,5 cm dick, mit 15 cm langen Wurzeln versehen; auf etwa 10 dünne Wurzeln kamen 5 dicke von einem Durchmesser bis zu 3 mm; der kreisrunde Zwiebelboden hatte ca. 1 cm im Durchmesser. Unter einer fleischigen Haut kam eine Nebenzwiebel zum Vorschein; von der diesjährigen Zwiebel waren noch 2 fleischige Schuppen vorhanden, in deren innerer der Blütenschaft eingeschlossen war; die jährliche Sproßgeneration (Fig. 336, 1) enthielt 5 Blattorgane, von denen sich 3—4 zu

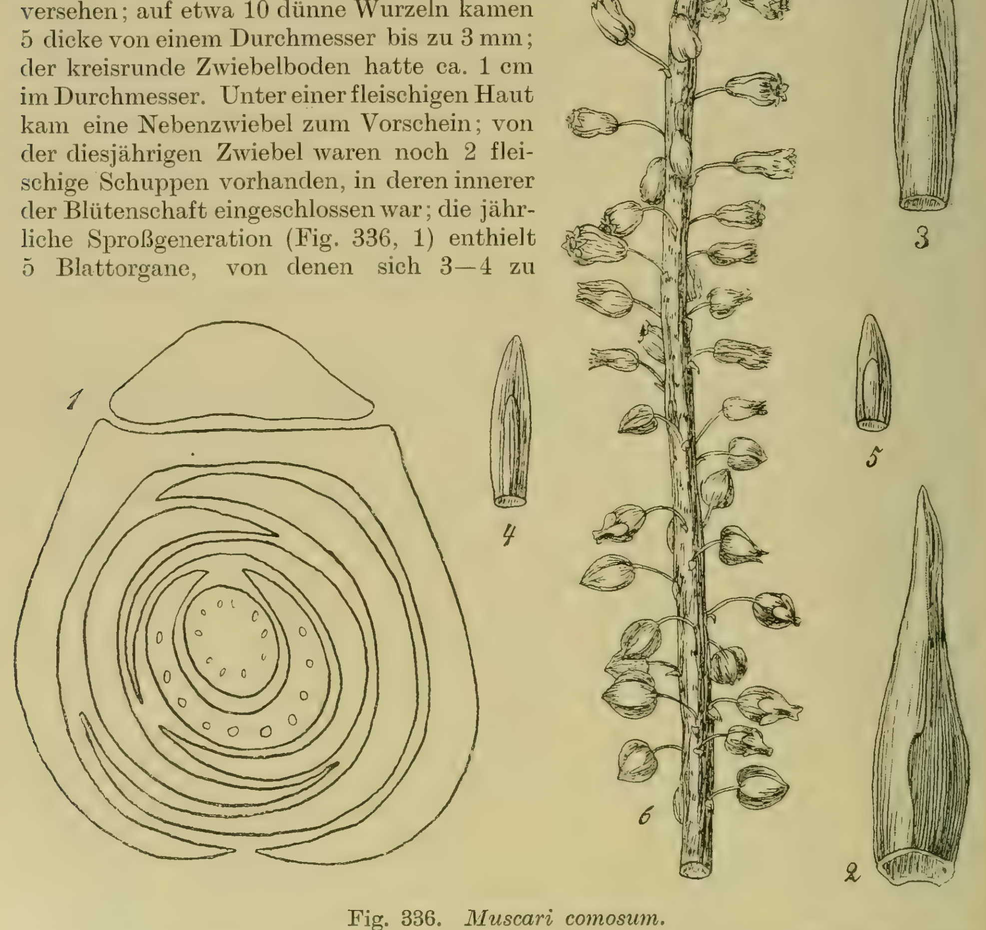


Fig. 336. *Muscari comosum.*
1 Querschnitt durch eine blühende Zwiebel, vergr. 2—5 Aufeinander folgende Blätter der Hauptknospe, vergr. 6 Blütenstand, 1 : 1. (6 nach Reichenbach, das übrige Orig. Loew.)

Laubblättern verlängern. Die Hauptknospe war 21 mm lang und von dem scheidenförmigen Niederblatt eingeschlossen, das zweite Blatt mit fleischiger Spitze war 10 mm lang, das dritte 8 mm, die übrigen noch kürzer; das fünfte, 3 mm lange umschloß einen kurzen, noch wenig Gliederung aufweisenden Vegetationskegel (Fig. 336, 2—5). Die Nebenzwiebeln, deren Loew bis zu 4 fand, sind nicht gestielt und ziemlich groß. — Die Zwiebel von *M. tenuiflorum* (Loew, Manuskr.) war, zu Anfang August im noch nicht blühfähigen Zustand untersucht, etwa 26 mm lang und nur 10 mm dick; unter den wenig zahlreichen Wurzeln waren einige dicke als Zugwurzeln zu erkennen, sie waren bis 10 mm lang, 3 mm dick und stark querrunzelig, während die dünnen Nährwurzeln bis 6,5 cm lang und 1 mm dick waren. Eine Sproßgeneration besaß 4—5 Blattorgane, von denen das äußerste ein echtes Niederblatt war: von den letztjährigen Blättern waren auch hier noch 2 fleischige Schuppen erhalten.

Der Stengel ist bei *M. comosum* meist sehr kräftig und wird bis 70 cm hoch, bei *M. Holzmanni* ist er selten höher als 15 cm, und auch bei *M. tenuiflorum* bleibt er niedrig. Die Blätter von *M. comosum* sind etwa so lang oder länger als der Stengel, linealisch, bis über 2 cm breit, nach der Spitze verschmälert, rinnig und an den Rändern auffällig rauh; sie stehen zu Beginn der Blütezeit meist aufrecht ab, beginnen aber bald sich zu lagern und sind oft schon abgestorben, wenn die unfruchtbaren Blüten noch gefärbt sind. Bei *M. Holzmanni* und *M. tenuiflorum* sind die Blätter kürzer, bei letzterem auch schmäler. *M. comosum* besitzt einen ziemlich lockeren Blütenstand, der sich im Verlauf des Blühens immer mehr verlängert und schlank zylindrisch wird, wobei die unteren Blüten entfernt sind und auf ziemlich langen Stielen wagrecht abstehen (Fig. 336, 6); bei *M. Holzmanni* sind die Blütenstiele nur etwa so lang wie die Blüten. Das Perigon der fruchtbaren Blüten von *M. comosum* hat eine am Grunde etwas verschmälerte, fast glockige Röhre mit weiter Öffnung von bräunlicher Farbe und mit stark auswärts gekrümmten weißlichgrünen Zipfeln; bei der Rasse *Calandrinianum* ist es meist kurzglockig, öfter sehr groß und mit zitronengelben Abschnitten versehen; auch bei *M. Holzmanni* erscheinen die Blüten wegen der Kürze der Perigonröhre mehr eiförmig, und die durch ihre apfelgrüne Farbe auffallenden von *M. tenuiflorum* besitzen ein Perigon mit enger Mündung und sehr kurzen, wenig gekrümmten Abschnitten. Die Staubblätter sind bei *M. comosum* und *M. Holzmanni* etwa in der Mitte der Perigonröhre, bei *M. tenuiflorum* etwas höher eingefügt. Der Blütenstand von *M. comosum* trägt an seinem oberen Ende meist sehr zahlreiche, ziemlich kleine, schön blau gefärbte unfruchtbare Blüten von elliptisch-keulenförmiger Gestalt, die auf langen Stielen aufrecht stehen; bei der Rasse *Calandrinianum* sind wenige oder gar keine unfruchtbaren Blüten vorhanden, bei *M. Holzmanni* wenige doldig gestellte, die kleiner und kürzer gestielt sind; bei *M. tenuiflorum* sind sie zahlreich in einer langen Traube angeordnet, stehen ab oder hängen. — (G.)

Der Blütensproß von *M. comosum* ist bei seinem Hervortreten über den Erdboden von Laubblättern umhüllt, deren gelblichweißes und mechanisch verstärktes Ende eine Bohrspitze[1]) darstellt. Die Blütezeit ist Mai und Juni. Der sehr lange Blütenstengel geht in eine reichblütige verlängerte lockere Traube aus, die durch die eigentümliche Ausbildung der obersten unfruchtbaren Blüten sehr auffällig ist. Diese sind in großer Zahl vorhanden, haben eine blaue oder violette, an Kulturformen eine tief dunkelblaue bis hellblaue oder weiße Farbe und bilden, auf 1—2 cm langen, aufgerichteten Stielen einen Schopf, der sich von dem unteren Teil der Traube um so mehr abhebt, als auch die Blütenstiele und das von ihnen eingenommene Ende der Hauptachse blau gefärbt sind. Bei dieser Art wird durch die sterilen Blüten

[1]) Gentner, G. Über die Vorläuferspitzen der Monokotylen. Flora. Bd. 95, 1905. S. 376.

unzweifelhaft die Augenfälligkeit des Blütenstandes, die wegen der trüben Färbung der fruchtbaren Blüten nicht groß wäre, bedeutend gesteigert. Diese sterilen Blüten bleiben immer knospenförmig geschlossen; an den unteren ist das Perigon länglich, an den oberen rundlich und nur von Stecknadelkopfgröße; von Geschlechtsorganen besitzen die unteren in der Regel einen ganz kleinen Fruchtknotenrest und sehr kleine, der Perigonwand in verschiedenen Höhen eingefügte Antherenüberbleibsel, die oberen Blüten haben oft gar keine erkennbaren Spuren von Bestäubungsorganen mehr. Der untere Teil der Traube ist mit Zwitterblüten besetzt und zwischen ihnen und den sterilen schieben sich einige, bis 8, scheinzwitterige männliche Blüten ein. Das Perigon der Zwitterblüten, welche auf etwa 1 cm langen Stielen eine wagrechte Stellung einnehmen, ist 7—12 mm lang, an der weitesten Stelle 4—5 mm weit und bildet mit seinen nach außen gekrümmten Zipfeln einen Eingang von 2—2½ mm Durchmesser. Es zeigt eine eigenartige, im ganzen bräunliche Färbung; der untere Teil ist fahlgelb, der obere hellbraun und metallisch, fast goldig glänzend, die Mündungszähne sind weißlich-graugelb gefärbt. Hinter der Blütenöffnung stehen die violetten, ungefähr 1½—2 mm langen Antheren, die nach innen aufspringen, sich aber während des Verstäubens meist in eine horizontale oder etwas nach der Blütenmitte geneigte Stellung drehen. Von den ½—¾ mm langen Filamenten sind die äußeren etwas höher in der Perigonröhre eingefügt und ihre Antheren verstäuben eher als die des inneren Kreises, die mit ihrer Spitze etwa bis zur Mitte der äußeren reichen. In der Höhe der Antheren steht die mit ihnen gleichzeitig entwickelte Narbe, sodaß spontane Autogamie wohl unausbleiblich ist. Doch scheint diese nach einer Beobachtung von Sprengel, der an einer abgeblühten Pflanze gar keinen Fruchtansatz fand, unwirksam zu sein. Der Fruchtknoten besitzt Septalnektarien von demselben Bau wie bei *M. racemosum* (nach 164). Die oberhalb der Zwitterblüten befindlichen eingeschlechtigen gleichen in Gestalt und Färbung vollständig den zwitterigen; sie besitzen gewöhnlich normal entwickelte Staubblätter, aber ein sehr reduziertes Pistill. Die Besucher der Blüten sind langrüsselige Apiden, wie *Anthophora*- und *Anthrena*-Arten, und auch Falter; sie bewirken neben Fremd- auch Selbstbestäubungen. **(171, 32, 169, 102.)**

Die Blüteneinrichtung des mit *M. comosum* sehr nahe verwandten *M. Holzmanni*, welches im April und Mai blüht, ist nicht näher untersucht.

Die Blüteneinrichtung von *M. tenuifolium* ist der von *M. comosum* sehr ähnlich; doch ist der Blütenstand und die Blüten der im Mai und Juni blühenden Pflanze kleiner, das Perigon anders gefärbt, und die Blütenstiele sind verhältnismäßig kürzer. Die Blüten im unteren Teil der Traube sind auch hier zwitterig, die darüber stehenden eingeschlechtig, die obersten steril. Die Zwitterblüten haben ein röhrig-zylindrisches, graugrünlich-braunes, oft etwas violett angehauchtes Perigon mit enger, von sehr kurzen, wenig gekrümmten, schwarzbraunen Zipfeln umgebener Mündung, und sind schwach protogynisch. Beim Aufgehen der Blüte befindet sich die Narbe etwas unterhalb der jetzt noch geschlossenen Antheren; während des Stäubens der Antheren, welches in beiden Kreisen gewöhnlich gleichzeitig erfolgt, verlängert sich aber der Griffel so, daß die Narbe zwischen oder über die Antheren hinaus rückt und nun spontane Selbstbestäubung leicht möglich ist. In den meisten der eingeschlechtigen Blüten ist nur die Narbe verkümmert, in andern sind die Antheren klein und ohne normalen Pollen; auch solche mit Geschlechtsorganen von fast normaler Größe, aber ohne Funktionsfähigkeit kommen einzeln vor. Die zahlreichen sterilen Blüten sind länger gestielt, weit kleiner und bleiben immer knospenförmig geschlossen; sie sind meist etwas violett gefärbt und enthalten nur ganz verkümmerte Geschlechtsorgane. **(169.)** — (K.)

Die Frucht ist bei *M. comosum* fast kugelig, mitunter am Grunde etwas herzförmig, und von graugrüner Farbe. — (G.)

5. Unterfamilie. **Asparagoideae.**[1])

(Bearbeitet von J. Bernátsky, mit Beiträgen von O. Kirchner.)

Allgemeines.

1. Systematische Kennzeichen, allgemeine Verbreitung und Phylogenie der Unterfamilie. Die *Asparagoideen* sind gekennzeichnet durch das sehr gut ausgebildete Rhizom und durch die Beerenfrüchte. Bloß mehrere exotische *Asparagus*-Arten weisen einen verkürzten Grundstock und statt dessen zum Teil knollen- oder rübenförmig angeschwollene Speicherwurzeln auf. Die Gruppe der *Asparageen* (*Asparagus* und *Ruscus* nebst Untergattungen nicht mitteleuropäischen Ursprungs) ist außerdem durch den fast steten Mangel (16 und 203) an Laubblättern charakterisiert (Ausnahme *Danae*, 209), die durch pfriemliche oder nadelförmige (*Asparagus*), oder aber laubblattartige, flache Phyllokladien (*Ruscus*) vertreten werden.

Die *Asparagoideen* stellen fast die einzigen Beerenfrüchtler der *Liliaceen* in der mitteleuropäischen Flora vor, indem außer ihnen von den mitteleuropäischen, wild vorkommenden *Liliaceen* nur noch *Smilax aspera*, eine auch in Istrien vertretene Mediterranpflanze, Beerenfrüchte trägt. Da aber *Smilax aspera* durch ihren Wuchs als immergrüne, kletternde Schlingpflanze mit stacheligen Laubblättern von allen *Asparagoideen* scharf getrennt ist, so stellen die *Asparagoideen* in der mitteleuropäischen Flora eine gut markierte Pflanzengruppe vor.

Die Verbreitung der *Asparagoideen* läßt sich am besten im Zusammenhang mit der Ökologie und der Phylogenie der betreffenden Gruppen und Gattungen erläutern.

Die Verbreitung durch Beeren, also hauptsächlich wohl durch Vermittlung der Vögel, bedingt es, daß sie nur auf dem Festlande oder im Falle nahe bei einander liegender Inseln auch über das Meer, nicht aber über weite Ozeane, stattfinden kann.

Dabei ist zwischen *Convallaria*, *Paris* und unseren *Polygonateen* (mit *Majanthemum*, *Polygonatum* und *Streptopus*) einerseits und den *Asparageen* anderseits inbezug auf die Vegetationsorgane ein sehr scharfer Unterschied vorhanden, indem erstere hauptsächlich krautige Waldbewohner (in den Hochregionen und subarktischen Zonen mehr Wiesenbewohner) mit zumeist ombrophilem Laubwerk, die letzteren dagegen zumeist (*Ruscus* und *Asparagus acutifolius*) mit perennierendem Stengel und immergrünen xerophilen Phyllokladien versehene Sträucher oder Halbsträucher sind, die mehr oder weniger lichte oder doch trockene Formationen bevorzugen. Auch die sommergrünen *Asparagus*-Arten halten sich an lichte trockene Formationen.

---

[1]) Nachträge zum Literatur-Verzeichnis S. 221—228:

203. Bernátsky, J. A hazai Asparagus-félék monographiája. (= Monographie der ungarischen Asparagoideen.) Budapest 1907.
204. — — Über die Convallarieen und Ophiopogonoideen. Beiblatt zu den Növényt. Közl. Budapest 1908. S. (9—10).
205. — — Zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Gattung Ruscus. Annales Musei Nat. Hung. Budapest 1903. S. 496—502.
206. — — Über die sekundäre Geschlechtsdifferenzierung bei Asparagus. Beiblatt zu d. Növényt. Közl. Budapest 1906. S. (1—3).
207. Daněk, G., Morphologische und anatomische Studien über die Ruscus- und Danaë-Phyllokladien. Beihefte z. Botan. Centralbl. 1912.
208. Heim, F. Recherches médicales sur le genre Paris. Paris 1892.
209. Szafer, W. Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von Danaë racemosa (L.) Mnch. Österr. Bot. Zeitschrift, 1910.
210. Zweigelt. Über den morphologischen Wert der Asparagus-Phyllokladien. Mitt. d. Naturw. Vereins Steiermark. 1912.

Phylogenetisch hat man allen Grund, anzunehmen, daß die *Convallarieen* die älteste Gruppe vorstellen, denen sich dann die *Parideen* und schließlich die *Polygonateen* anschließen, wogegen die *Asparageen* als allerjüngste Gruppe von den drei ersteren am meisten sich entfernt haben (203 ausführlich behandelt).

Nun zeigt es sich, daß das Verbreitungszentrum der drei ersten Gruppen im extratropischen Ostasien, vom Himalaya bis Japan liegt, wogegen die *Asparageen* im Mittelmeergebiet und Südafrika die meisten Vertreter aufweisen, wobei aber auch in Indien einige Arten vorkommen. Da die *Asparageen* Amerika weder von Afrika und Südeuropa, noch von Indien aus über den weiten Ozean hindurch erreichen konnten, so fehlen sie dort gänzlich; *Asparagus officinalis* ist in Nordamerika bloß als Kulturpflanze verschleppt. Die ersten drei Gruppen haben dagegen von ihrem Verbreitungszentrum Ausstrahlungen nordwärts bis Sibirien und von Kamtschatka (*Streptopus*) ostwärts nach den Wäldern Nordamerikas entsendet, von wo sie südwärts dringend nur noch Mittelamerika berühren; ferner verbreiten sie sich südwärts in Asien (nur über das regen- und gebirgsreiche Monsungebiet) bis Australien und endlich von Asien westwärts durch den nördlichen Waldgürtel bis zur Westküste Europas, im Norden bis Grönland, im Süden Europas (in Gebirgen) bis zum Mittelmeer. Als lediglicher Wald- oder Wiesenbewohner konnten sie nordwärts und von dort aus nach Amerika hinüber sehr leicht wandern, weil im hohen Norden die Kontinente sich fast berühren. Gegen den Süden zu bieten ihnen die Steppen unüberwindliche Schranken, daher konnten sie auch nach Afrika nicht tiefer eindringen.

Wie aber ein weiterer ökologischer Unterschied innerhalb der drei ersten Gruppen zu verzeichnen ist, so ist auch deren Verbreitung nicht genau dieselbe. Die am einfachsten gebauten, eines oberirdischen belaubten Stengels entbehrenden *Convallarieen* mit zumeist monotypischen Gattungen sind fast durchweg auf das ursprüngliche Verbreitungszentrum beschränkt, nur *Convallaria* mit der einzigen Art *C. majalis* ist auch in Europa gemein. Die einen belaubten, aber zart gebauten Stengel aufweisenden und im höchsten Maße ombrophilen *Parideen* haben sich nur in den kühleren nördlichen Zonen, aber hier sehr weit westlich (Nordamerika, besonders *Trillium* mit mehreren Arten) und östlich vordringend (Europa, *Paris quadrifolius*, in Asien noch mehrere Arten) verbreitet. Die verhältnismäßig viel robusteren, staudenartigen, zumeist einen recht kräftigen und mechanisch gestützten, ziemlich reich belaubten Stengel tragenden und zum Teil auch einen vorübergehend trockenen Standort und intensiveres Licht nicht meidenden *Polygonateen* sind nicht nur westlich und östlich, sondern in beiden Hemisphären auch südlich verhältnismäßig weit verbreitet.

All dem gemäß werden hier die mitteleuropäischen Gattungen der *Asparagoideen* vom Englerschen System etwas abweichend, in folgender Reihenfolge behandelt: *Convallaria*, *Paris*, *Majanthemum*, *Polygonatum*, *Streptopus*, *Ruscus*, *Asparagus*.

2. Verbreitung und Standortsansprüche der mitteleuropäischen Arten. Wie bemerkt, sind die mitteleuropäischen Vertreter der drei ersten Gruppen vornehmlich Waldbewohner und sowohl die mediterranen Formationen, als auch die offene Steppe entbehrt ihrer. Wenn einige von ihnen auch im ungarischen Tiefland vorkommen, so finden sie einen zusagenden Standort hier doch nur in den zerstreuten Eichenwäldern und anderen Gehölzen, jedenfalls immer nur unter Bäumen oder Strauchwerk, sehr gern auch in den von Kerner anschaulich geschilderten Wacholderbeständen (I. Band, S. 289 dieses Werkes), wo sie nicht nur mehr oder weniger Schatten, sondern auch humosen Boden vorfinden. Die betreffenden, etwas derber gebauten Arten, namentlich *Convallaria majalis*, *Polygonatum officinale* und *P. latifolium*, sind überhaupt etwas trockeneren Standorten angepaßt; letztere Art ist dabei auf die südlichen und südöstlichen Gegenden (von Steiermark, Ober- und Niederösterreich und Böhmen an) und auf die Tiefregionen beschränkt; *P. officinale*

bevorzugt felsigen Untergrund und ist z. B. besonders zwischen trockenen Kalkfelsen der Tiefregionen — doch immer nur unter Gebüsch oder am Waldesrand — häufig anzutreffen. In regenreichen Gebieten (Salzburg) wird von *Convallaria* und *P. multiflorum* Kalkunterlage bevorzugt und *P. officinale* findet sich hier durchaus nur auf Kalkfelsen, sehr selten, vor. Auch *P. multiflorum* läßt sich in die Tiefregionen herab, kommt selbst noch im ungarischen Tiefland, wenn auch höchst selten vor. Jedoch meidet diese Pflanze hier unten zu offene Bestände gänzlich und zieht sich in den etwas feuchteren, frischen Waldesgrund zurück, wie sie auch in den Mittelgebirgen in Buchenwäldern häufiger ist als in den trockeneren Eichenwäldern und auch Fichtenwälder nicht scheut. *P. latifolium* ist allerdings auf die südöstlichen Gegenden beschränkt, bevorzugt hier aber viel mehr schattige Standorte als *P. officinale* und wird nur in dichteren Wäldern häufig, wo der Boden infolge des trockenen Spätsommers wohl oft stark eintrocknet, aber durch die dichten Laubkronen geschützt, nicht übermäßig sich erhitzen kann. Auch erreicht *P. latifolium* im Gebiet die geringste Höhengrenze, wogegen *P. officinale* und *P. multiflorum*, sowie auch *Convallaria* in den Alpen zuweilen weit über 1000 m, ja letzere weit über 1500 m Meereshöhe erreichen (4), wo sie den Höhenlagen entsprechend auch lichtere Standorte nicht meiden. Nach Schröter[1]) kommen *Convallaria majalis* und auch *Polygonatum officinale* am Mot Madlein auf Dolomitschutt im Krummholzbestand in einer Höhe von über 1800 m vor; die erstere Art wurde im Berninagebiet von E. Rübel[2]) bei 2000 m, die letztere bei 1950 m beobachtet. In regenreichen, kühleren Gegenden der nördlichen Alpen halten sie sich aber an die untersten Regionen. Nordwestlich dringen diese drei Arten (*P. officinale*, *P. multiflorum* und *Convallaria majalis*) bis Skandinavien und England vor. *Convallaria* ist auch aus den Abruzzen und Apenninen, *P. officinale* vom Aetna angegeben[3]).

Polygonatum verticillatum und *Majanthemum bifolium* sind zwar in südöstlichen und besonders östlichen Gegenden (Karpaten, Ostalpen), durchaus nicht selten, meiden aber hier vollständig die Tiefregionen und sind überhaupt in erster Linie Bewohner des Fichtenwaldes. Wenn *Majanthemum* auch in einer Buchenwaldung vorkommt, so sind sicher auch Tannen, Fichten oder Kiefern nahe. *P. verticillatum* erreicht im Hochgebirge eine Meereshöhe von über 2000 m (Wallis, 4; siehe auch Schröter, a. a. O. S. 508), im Bernina-Heutal nach Rübel (a. a. O.) 2400 m, und ist in subalpinen Höhen auch auf krautigen Wiesen häufig. Nahezu dieselbe Höhe erreicht auch *Majanthemum*. Beide sind in der nördlichen gemäßigten Zone weit verbreitet, *P. verticillatum* bis zum Ural; *Majanthemum* hat in Kanada eine Abart. Nur in nördlichen und feuchten Gegenden lassen sie sich auf die Tiefregionen herab. Auf den Kalkbergen der Salzburger Gegend mit dem sehr sommerfeuchten Klima vermehrt sich *P. verticillatum* in einer Höhe von 1000—1400 m ungemein stark und überwuchert größere Strecken im spärlichen Fichtenwald. Doch geht die Pflanze hier auch in die Auen der Talsolen herab und besitzt hier überhaupt eine ausgedehnte, vertikale Verbreitung.

Streptopus amplexifolius ist im Gebiet an montane und subalpine Regionen (in den Alpen bis gut 2000 m Höhe) gebunden und liebt Standorte mit sehr feuchter Luft. Sie scheint Urgestein zu bevorzugen und Beck[4]) erklärt sie für Niederösterreich als kalkmeidend. In kühleren Gegenden geht die Pflanze bei geeignetem Standort auch auf die Ebene herab (Schlesien, 4), meidet aber bei trockenem Sommerklima (Ungarn) selbst die Mittelgebirge vollständig, wo *Majanthemum* und *P. verticillatum* noch vorkommen.

[1]) Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1904. S. 88.

[2]) Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Leipzig 1912. S. 338 f.

[3]) Fiori, Paoletti e Beguinot. Flora analitica d'Italia. 1897. S. 206—208.

[4]) Flora v. Niederösterreich. S. 180.

Paris quadrifolius ist eine typische Buchenbegleiterin und fehlt wohl in keinem ausgedehnteren Buchenwald Mitteleuropas, besonders bei kalkigem Untergrund, läßt sich seltener auch in anderen Wäldern mit schattigem frischen Boden nieder. Ihre horizontale Verbreitung (4) erstreckt sich demnach sehr weit, von Island bis Kleinasien und zum Altai, doch ist ihre vertikale Verbreitung ziemlich begrenzt, indem sie in den Alpen 2000 m Höhe nicht erreicht (4, auch Hegi, Ill. Fl. von Mitteleuropa, II, 276) und in den Tiefregionen der südöstlichen Gegenden des Gebiets recht selten wird.

Die mitteleuropäischen Arten der vierten Gruppe — *Asparageen* — sind dagegen hauptsächlich im Mittelmeergebiet wohnhaft, wo sie zum überwiegenden Teil als Mitglieder der Macchia häufig vorkommen. Namentlich *Asparagus acutifolius* und *Ruscus aculeatus* sind zwei typische, in den Macchien der Adriagegend verbreitete, durch immergrüne stachlige harte Vegetationsorgane ausgezeichnete Vertreter dieser Gruppe. Erstere Art ist dabei durchwegs an die immergrüne Region des Mittelmeergebietes gebunden, so daß sie also in der Nähe des österreichischen Küstenlandes und westlich in der Provence und Dauphiné noch vorkommt. Sie verträgt von allen hierher gehörigen Arten am meisten intensives Licht und Trockenheit und bleibt im Schatten lange Zeit steril, kommt dagegen an Mauern und Wegen auch fort, sodaß sie z. B. auf den adriatischen Inseln fast zur Ruderalpflanze wird. *Ruscus aculeatus* flüchtet sich dagegen mehr in den Schatten der Bäume und Sträucher und bewohnt nicht ausschließlich die eigentlichen mediterranen Formationen, sondern ist auch in sommergrünen Eichenwäldern der Hügel recht häufig, wo die Pflanze einen ihr zusagenden, tiefgründigen, doch nicht etwa feuchten Boden vorfindet. Ihre Verbreitungsgrenze reicht auch viel weiter nordwärts, man kann sagen, soweit sie ununterbrochen ausgedehnte Eichenwaldungen auf lehmigem trockenen Boden antrifft. So ist sie namentlich in Südungarn durchaus nicht selten, wo sie sich aber immer an die trockenen Eichenwälder der Hügelgelände hält, ohne in die Buchenregion oder noch viel weniger in die Fichtenregion hinauf zu dringen. Ebenso ist diese Art auch aus der südlichen Schweiz, aus dem südlichen Steiermark und Tirol bekannt, wo sie bis 450 m ansteigt (4), und einigen anderen immergrünen Gewächsen ähnlich hält sie sich in der Nähe der nordatlantischen Küste (Belgien, England) auch im Freien sehr gut. Die dritte immergrüne Art, *Ruscus hypoglossum*, ist ebenfalls eine Mediterranpflanze, meidet aber noch mehr als *R. aculeatus* zu lichte Standorte und dringt noch mehr nördlich vor. Sie ist außer Steiermark und Krain auch aus Niederösterreich angegeben und in Ungarn erreicht sie mit einem vereinzelten Standorte (oberhalb von Pozsony) erst am Südabhange der kleinen Karpaten ihre nördliche Verbreitungsgrenze. Sie bevorzugt dabei die Regionen von 300—600 m, wo im Eichenwald auch Buchenbestände auftauchen. Wo aber die Buche vorherrscht und saftige Wiesen oder gar Fichten erscheinen, dort verschwindet sie gänzlich. Sie fehlt in Deutschland und in der Schweiz vollständig (Hegi, S. 266).

Asparagus tenuifolius und *A. officinalis* sind sommergrün und haben sowohl eine ausgedehntere vertikale (*A. tenuifolius* in Dalmatien bis 1300 m, Südtirol bis 900 m; *A. officinalis* in Wallis bis 1350 m, in Tirol bis 1000 m; 4.) als auch nördliche Verbreitung (*A. tenuifolius* angeblich sporadisch bis Galizien). Jedoch sind sie noch immer sehr weit davon entfernt, als typische mitteleuropäische Wald- oder Wiesenbewohner zu gelten, indem sie in den mittleren und nördlicheren Gegenden des Gebietes recht selten werden. *A. tenuifolius*, in der Triester Gegend[1]) gemein, fehlt schon in Ober- und Niederösterreich, in Mittel- und Nord-Ungarn, in ganz Deutschland und ist in der Schweiz nur im Tessin und Misox zu finden. Den ausgedehnten Buchen- und Fichtenwäldern gehen sie gänzlich ab und auch in Eichenwäldern tauchen sie nur in lichteren Blößen auf. Sie sind überhaupt

---

[1]) Marchesetti, Flora di Trieste. S. 547.

Bewohner lichter und trockener Standorte. Auf hügeligen Geländen kommen sie in der Nähe lichteren Buschwerkes, in den Tiefebenen bei etwas trockenerem Klima auf offenen Grasfluren vor. *Asparagus officinalis* kommt, sicherlich ursprünglich wild, im ungarischen Tiefland sowohl auf sandigen Puszten, als auch in der Nähe (jedoch nicht inmitten) salzauswitternder Steppenformationen vor. Ihre sehr weite nordwestliche Verbreitung in fast ganz Europa, auf sandigen kurzbegrasten Triften[1]), auch in Skandinavien und auf den Nordseeinseln, verdankt die genannte Art wohl der Verschleppung aus Kulturfeldern. *A. maritimus* Mill. (non Pall.) ist eine etwas stärker holzige und rauhe Abart von *A. officinalis* mit bitter schmeckenden Sprossen; sie bleibt im Gebiet hauptsächlich auf die Nähe des Mittelmeeres beschränkt und bevorzugt salzig-sandigen Boden.

3. Entwicklung und Aufbau. Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung lassen sich drei Perioden unterscheiden, und zwar am prägnantesten bei *Polygonatum*. Die erste Periode nimmt ihren Anfang mit der Keimung des Samens, die zweite mit dem Auftreten eines oberirdischen sterilen Stengels; die dritte endlich ist die der blühenden fertilen Pflanze.

Schon im ersten Jahre zeigt sich ein Unterschied zwischen den *Convallarieen*, *Parideen* und *Polygonateen* einerseits und den *Asparageen* anderseits, indem bei den ersteren anfangs gar kein oberirdischer Stengel erscheint, sondern bloß ein gestieltes grundständiges Laubblatt, bei den letzteren dagegen (mit Ausnahme von *Danae racemosa*) schon von allem Anfang an ein gut wahrnehmbarer oberirdischer Stengel zur Ausbildung gelangt, der aber keine Laubblätter, sondern dafür Phyllokladien trägt (Fig. 337).

Bei den von Irmisch (88) sehr eingehend untersuchten *Convallarieen*, *Parideen* und *Polygonateen* entwickelt sich aus dem Samen eine kurze weißliche Grundachse, die im weiteren Verlauf zum unterirdischen Rhizom wird und im ersten oder in den ersten zwei bis drei Jahren bloß einige weißliche, knorpelige oder häutige, schuppen- oder zumeist mehr oder minder geschlossene, scheidenförmige Blattgebilde und schließlich je ein Laubblatt trägt. (Fig. 338 und 339). Bei einigen Arten exotischen Ursprungs, die bei uns teils als Gartenpflanzen, teils auch als Zimmer- und Kalthauspflanzen nicht selten gezogen werden (z. B. *Rhodea japonica*), kommt es vor, daß auch schon die ersten Blattgebilde mehr oder minder ans Tageslicht treten und ergrünen. Bei *Paris* entwickelt sich schon aus der oberen Hälfte des Keimblattes eine assimilierende Blattspreite (88).

Aus der Radicula entwickelt sich eine lange Hauptwurzel, zu der dann noch einige Nebenwurzeln hinzukommen; doch wächst die Hauptwurzel noch mehrere Jahre lang kräftig weiter und bleibt noch lange zu erkennen; in diesem Punkte weichen sämtliche *Asparagoideen* und auch viele andere *Liliaceen* von dem allgemein bekannten *Gramineen*-Typus erheblich ab. Sowohl die Haupt-, als auch die späterhin in großer Anzahl erscheinenden Nebenwurzeln verzweigen sich mehr oder minder. Die älteren Wurzeln sind kräftiger und dringen mehr in den Boden ein, die jüngeren sind schwächer und halten sich mehr an die humusreiche obere Bodenschicht. Die Internodien der Grundachse sind anfangs ganz kurz und messen z. T. bei *Majanthemum bifolium*, *Paris quadrifolius* und *Polygonatum* nicht mehr als 2—5 mm; sie sind immer durch die ringförmigen Narben der Niederblätter voneinander abgegrenzt. Hie und da erscheinen auch winzige Nebenknospen, die aber in der Regel früher oder später absterben, und die Grundachse setzt sich in der ersten Periode bei sämtlichen *Convallarieen*, *Parideen* und *Polygonateen* durch die Hauptknospe, also streng monopodial fort, zum Unterschied von den *Asparageen*, deren Grundachse gleich vom Anfang an durch Seitenknospen, also sympodial weiterwächst. Wenn bei den erstgenannten Gruppen eine Nebenknospe des Rhizoms dennoch

[1]) Ascherson und Graebner, Flora des Nordostdeutschen Flachlandes.

austreibt, so dient sie bloß zur seitlichen Verzweigung der im übrigen monopodial fortwachsenden Grundachse.

Das Keimblatt bleibt mit seinem oberen, keulenförmig angeschwollenen Ende im Samen eingeschlossen; der Keimling ernährt sich in der ersten Zeit von den im Samen aufgespeicherten Nährstoffen und das Keimblatt stirbt dann ab, ohne späterhin zu ergrünen. Dies trifft für sämtliche *Asparagoideen* zu, nur *Paris quadrifolius* (und wahrscheinlich sämtliche *Parideen*) bildet hierin, wie schon erwähnt, eine Ausnahme, indem das Keimblatt aus dem Samen gänzlich heraustritt und sein oberes Ende zu einer regelrechten, assimilierenden, flach ausgebreiteten, breit lanzettlichen Blattspreite sich entwickelt (88).



Fig. 337. *Ruscus aculeatus.* Keimpflanzen.
Schon im ersten Jahre entwickelt sich aus dem Samen ein oberirdischer Stengel, der sich in mehrere Phyllokladien verzweigt; diese, besonders die Endphyllokladien, spalten sich zuweilen teratologisch in mehrere Teile; an der Basis des Stämmchens sind 2 Niederblätter vorhanden, die je eine Achselknospe führen. 1 : 1. (Nach Bernátsky.)

Solange die erste Periode anhält, entwickeln sich jedes Jahr zunächst einige Blattscheiden und darauf folgend je ein Laubblatt. Sobald das zweite oder dritte Laubblatt erscheint, also im zweiten oder dritten Jahre, läßt es sich deutlich erkennen, daß sämtliche Blattgebilde streng alternierend angeordnet sind; bei *Paris* wird die Blattstellung (88) vom 2. Jahr an intermittierend auch $\frac{1}{4}$. Am grundständigen Laubblatt lassen sich in jedem Falle Blattscheide und Blattspreite erkennen. Bei *Paris, Majanthemum, Smilacina* (Nordamerika) und *Polygonatum* ist außerdem auch der Blattstiel scharf abgezeichnet, was für *Convallaria* und *Rhodea* nicht zutrifft. Bei *Aspidistra,* einer sehr häufigen *Convallariee* ostasiatischen Ursprungs, ist dagegen

wieder ein sehr starker Blattstiel vorhanden. Besonders anzumerken ist, daß das dem Laubblatt zunächst stehende Internodium der Grundachse sowohl der Größe als auch der Gestalt nach das auffallendste und beständigste ist, wogegen die übrigen Internodien nicht nur oft schwächer, sondern auch veränderlicher in der

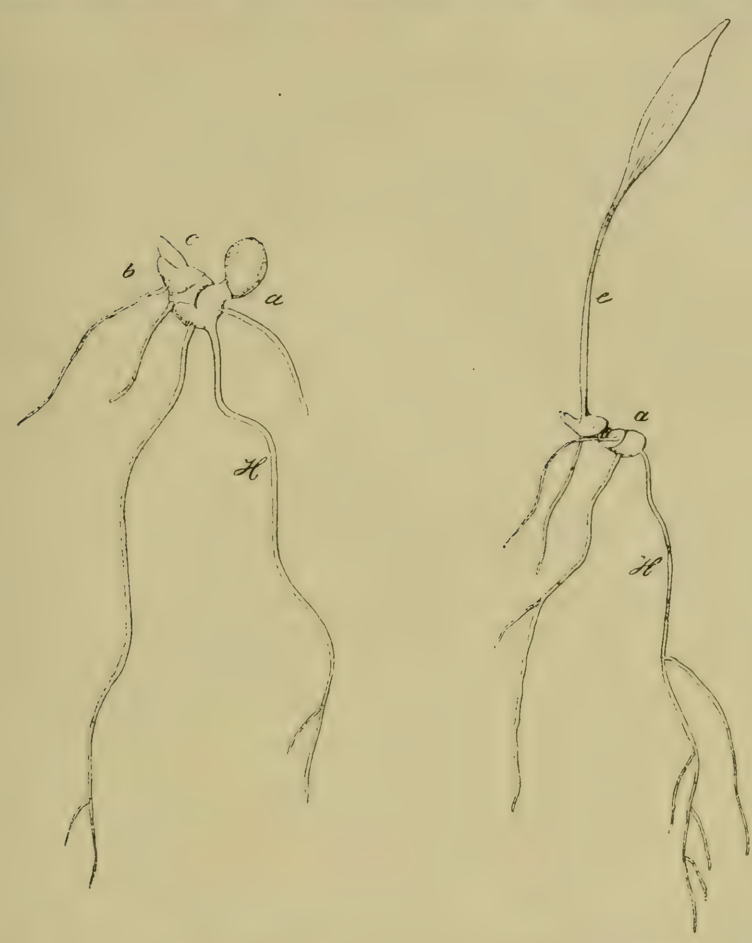


Fig. 338. *Polygonatum multiflorum.* Keimpflanze des ersten Jahres, Ende Juli; 2 : 1. Bei a die zerrissene Scheide des Keimblattes, bei b und c das erste und zweite Niederblatt, H die Hauptwurzel; ein oberirdisches Laubblatt kam im ersten Jahre noch nicht zum Vorschein. (Nach Irmisch.)

Fig. 339. *Polygonatum officinale.* Keimpflanze im Sommer des zweiten Jahres; 1 : 1. Bei a die Narbe des Keimblattes, darauf folgen kaum sichtbare Narben der Niederblätter des 1. und 2. Jahres, endlich das erste Laubblatt e; H die Hauptwurzel. (Nach Irmisch.)

Gestalt sind. Bei *Polygonatum* namentlich ist das dem Laubblatt angehörende Internodium immer absolut das stärkste, die übrigen sind bedeutend dünner; bei *Convallaria* sind alle ziemlich gleich dick, jedoch ist das dem Laubblatt angehörende kurz und deshalb verhältnismäßig dick, die übrigen sind mehr länglich gestreckt.

So wächst das junge Pflänzchen in der ersten Periode der ontogenetischen Entwicklung in der Regel einige Jahre weiter, wobei das Rhizom allmählich stärker wird. Die nacheinander folgenden Jahrestriebe des Rhizoms bleiben lange Zeit

in Verbindung miteinander, sodaß also das einachsige Rhizom, das aus mehreren Jahrestrieben besteht, mehr oder weniger walzenförmig gestreckt erscheint. Mit Ausnahme der immergrünen, also nicht einheimischen Arten, stirbt das jeweilig erscheinende Laubblatt in demselben Jahr noch ab. Nichtsdestoweniger ist seine Stelle durch das dazugehörige Internodium am Ende eines jeden Jahrestriebes zu erkennen.

Die zweite Periode der ontogenetischen Entwicklung wird bei *Paris* und *Polygonatum* dadurch sehr auffallend, daß nunmehr das grundständige Laubblatt verschwindet und ein oberirdischer Stengel auftritt, der mehrere, oder in ganz schwachem Zustand nur ein Laubblatt trägt. Doch auch in letzterem Falle entspringt es einem regelrechten oberirdischen Stengel. Es ist also nicht die Anzahl der Laubblätter maßgebend, sondern die morphologische Ausbildung. Übrigens trägt der oberirdische Stengel in den meisten Fällen mehr als ein Laubblatt (2—6), und zwar bei *Polygonatum* alternierend, bei *Paris* im Quirl stehend. Bei *Convallaria* wird der Übertritt in die zweite Entwicklungsperiode in der Regel dadurch auffallend, daß hier statt einem einzigen grundständigen Laubblatt nunmehr deren zwei erscheinen. Bei *Majanthemum* ist inbezug auf die oberirdischen Organe kein scharfer Unterschied zu merken.

Bei *Polygonatum* wird ferner das Rhizom von der zweiten Periode an sympodial, wogegen das von *Paris* monopodial bleibt. Bei *Convallaria* bleiben von der zweiten Periode an sämtliche Internodien des Haupttriebes verkürzt, wogegen sie in der ersten Periode zum größten Teil länglich gestreckt waren. Der Haupttrieb des Rhizoms erreicht nunmehr in einem Jahre nur die Länge von 5—8 mm, ist aber dafür 5—7 mm dick. Die aus den Nebenknospen entspringenden Seitentriebe sind anfangs immer ausläuferartig stark gestreckt, gleichen also anfänglich den Haupttrieben der ersten Periode. Es kommt auch vor, daß nach gestauchten Trieben (mit zwei Laubblättern) als Fortsetzung wieder ein verlängerter Trieb (mit einem Laubblatt) erscheint, die Pflanze also in das Stadium der ersten Entwicklungsperiode zurückfällt, was schwacher Ernährung oder anderen ungünstigen Einflüssen zuzuschreiben ist. Nach einem Langtrieb folgt aber niemals unmittelbar ein Blütensproß, sondern es muß immer erst ein Kurztrieb mit zwei Laubblättern erscheinen, der das zweite Entwicklungsstadium vorstellt, und erst nach diesem kann dann die Pflanze in das Stadium der dritten Entwicklungsperiode treten, d. i. ein Blütensproß erscheinen. Zwischen dem Anfangs- und Endstadium bleibt also immer ein Übergangsstadium eingeschaltet.

Bei *Polygonatum* nimmt im zweiten Entwicklungsstadium die Anzahl der Internodien zu, und ihre gegenseitigen, sowie auch ihre absoluten Größenverhältnisse erleiden ebenfalls eine Veränderung, wodurch zugleich die Gestalt des Rhizomtriebes sich ändert. Im ersten Entwicklungsstadium weist der Jahrestrieb 2—4, im zweiten aber selbst 10—12 Internodien auf. Dabei war das zum Laubblatt gehörige endständige Internodium im ersten Entwicklungsstadium das absolut größte, sodaß der Jahrestrieb ganz kurz, fast kugelig oder knollenförmig war; im zweiten Entwicklungsstadium ist es nur mehr das relativ größte und die übrigen sind allmählich schwächer, sodaß der Trieb eine mehr kegelförmige, längliche Gestalt annimmt. Wenn auch im allgemeinen das Rhizom der zweiten Entwicklungsperiode größer ist als dasjenige der ersten, so ist doch in beiden Entwicklungsperioden die Größe des Rhizoms gewissen Schwankungen unterworfen. Solange aber der Endtrieb die charakteristische kugel- oder kurz knollenförmige Gestalt des ersten Entwicklungsstadiums aufweist, solange kommt auch fernerhin nur je ein grundständiges Laubblatt zur Ausbildung, das je nach der verhältnismäßigen Stärke des vorangehenden Rhizomtriebes recht schwach oder recht ansehnlich ist. Erst wenn der jüngste Rhizomtrieb die längliche Gestalt der zweiten Entwicklungsperiode mit mehreren Internodien aufweist, folgt darauf ein oberirdischer Stengel,

der je nach der Größe des betreffenden Triebes der Grundachse sehr schwach sein kann mit bloß einem Laubblatt, oder aber recht ansehnlich wird und mehrere Laubblätter trägt.

Man kann also das Gesetz aufstellen:

1. Die Dimension des (nächstjährigen) oberirdischen Organes hängt ab von der Dimension des vorangehenden (diesjährigen) Rhizomtriebes.

2. Der morphologische Wert des (nächstjährigen) oberirdischen Organes hängt ab von dem morphologischen Wert des vorangehenden, (diesjährigen) Rhizomtriebes.

Es sei hier daran erinnert, daß das Laubblatt, bezw. der Stengel, in der Endknospe des jüngsten Rhizomtriebes angelegt wird und dieser bis zum Herbst nahezu seine endgiltige Größe und Gestalt erreicht. Auf Grund dieses mit der Hauptknospe abschließenden Endtriebes läßt sich also schon im Herbst voraussagen, ob nächstes Jahr bloß ein grundständiges Laubblatt oder aber ein oberirdischer Stengel erscheinen wird. Ähnliches ist besonders auch von den Obstbäumen bekannt, wo man auf Grund der diesjährig erscheinenden Knospen auf ein nächstfolgendes armes oder reiches Blütenjahr schließt. Bei den *Asparagoideen*, namentlich bei *Polygonatum* und auch bei *Convallaria*, kommt dies aber noch viel eklatanter und mannigfacher zum Ausdruck. Dies hat in der Maiblumentreiberei einen praktischen Wert, indem das geübte Auge die sterilen und die der Fertilität nahen Maiblumenstöcke gut zu unterscheiden weiß.

Der Unterschied im Rhizom der zwei Entwicklungsperioden bei *Polygonatum* läßt sich auch durch Zahlen ausdrücken. Und zwar verhält sich die Länge zur Breite im ersten Entwicklungsstadium wie 1 : 1, ja wie $^3/_4$: 1, im zweiten dagegen wie 2—5 : 1. Es sei noch bemerkt, daß in diesen Verhältnissen innerhalb der Gattung auch geringe spezifische Unterschiede herrschen; die hier mitgeteilten Maßangaben beziehen sich in erster Linie auf *Polygonatum latifolium*.

Das dritte Entwicklungsstadium offenbart sich vor allem durch den Blütensproß. Es kommen aber auch noch andere Merkmale hinzu. *Convallaria* bleibt lebenslänglich monopodial, ein oberirdischer belaubter Stengel kommt überhaupt nie zum Vorschein (höchstens in gewissem Sinne teratologisch), und der Blütenschaft entspringt seitlich aus der Achselknospe des letzten Scheidenblattes, knapp unterhalb der zwei Laubblätter. Der Rhizomtrieb bleibt gedrängt und nimmt hauptsächlich nur an Breite etwas zu. Die Hochblätter ergrünen zuweilen; bei andern *Convallarieen* (*Rhodea*) sind sie zum Teil regelmäßig grün und erinnern an Laubblätter. Bei *Majanthemum* kommt ein oberirdischer Stengel zum Vorschein, der zwei Laubblätter und einen endständigen Blütenstand trägt. Er entspringt gerade so wie bei *Polygonatum* der Hauptknospe, das Rhizom wächst also jetzt sympodial fort. In der Regel bleibt das grundständige Laubblatt nunmehr aus, wie bei *Polygonatum*. Doch sind Exemplare, die außer dem mit zwei Laubblätter besetzten Stengel auch noch ein grundständiges langgestieltes Laubblatt tragen, gar nicht selten. Derartige Exemplare wurden mit dem Namen „var. *trifolium*" bezeichnet, jedoch unrichtigerweise, da dies keine systematisch beständige Varietät, sondern bloß eine individuelle, am besten gesagt, teratologische Abweichung darstellt. Wie man feststellen konnte, sind auch derartige Exemplare sympodial gebaut. Bei *Paris quadrifolius* trägt nunmehr der Stengel oberhalb der zumeist 4 (3—6) Laubblätter eine endständige Blüte. Das Rhizom setzt sich auch fernerhin monopodial fort. Am Grunde des Stengels finden wir ein zartes, zweiteiliges Schuppenblatt. Die Zahl der Internodien eines jeden Rhizomsprosses beträgt ständig 2—3, die Internodien sind aber lang gestreckt, walzenförmig, etwa gleich lang. Nach manchen Autoren (Schumann), soll sich das Rhizom nur ausnahmsweise seitlich verzweigen, man findet aber, daß dies doch ziemlich häufig vorkommt.

Bei *Polygonatum* finden sich die Einzelblüten oder wenigblütigen Blütenstände in den Achseln der Laubblätter zerstreut vor und der Stengel schließt oberhalb des letzten Laubblattes steril ab. Das Rhizom setzt sich in der Regel aus der jüngsten, durch eine ansehnliche knorpelige Blattscheide geschützten Nebenknospe unterhalb des Stengels fort; die nächstfolgende Nebenknospe treibt manchmal auch aus und dient so zuweilen zur seitlichen Verzweigung des Rhizoms, außerdem aber ist sie auch als Reserveknospe zu betrachten für den Fall, daß die erste Knospe aus irgend welchem Grunde abstirbt. Die obenerwähnte Gesetzmäßigkeit zwischen Dimension und morphologischem Wert des diesjährigen Rhizomtriebes einerseits und des nächstjährigen oberirdischen Organes andererseits hat auch in Bezug auf die dritte Entwicklungsperiode ihre volle Gültigkeit. Der Rhizomsproß, der das dritte Entwicklungsstadium einleitet, auf den also unmittelbar ein fertiler Stengel erscheinen wird, ist nunmehr der ganzen Länge nach ziemlich gleich breit, von etwas abgeflacht walzenförmiger Gestalt, und bloß die dem Stengel zunächst liegenden 2—3 Internodien sind etwas angeschwollen, die übrigen untereinander ziemlich — wenn auch nicht genau — gleich lang und breit. Die Anzahl der Internodien beträgt oft nur 8—9, beläuft sich aber auch auf 12—18; sie messen 8—10 und mehr mm in der Breite und 6 bis 12 mm in der Länge. Demgemäß verhält sich die Länge des ganzen Rhizomsprosses zu dessen Breite nunmehr etwa wie 8—9 : 1. Auch diese Zahl- und Maßangaben beziehen sich in erster Linie auf *Polygonatum latifolium*. Bei *P. officinale* z. B. finden sich in der Regel nur 8—11 Internodien und die jüngsten Internodien sind besonders dick.

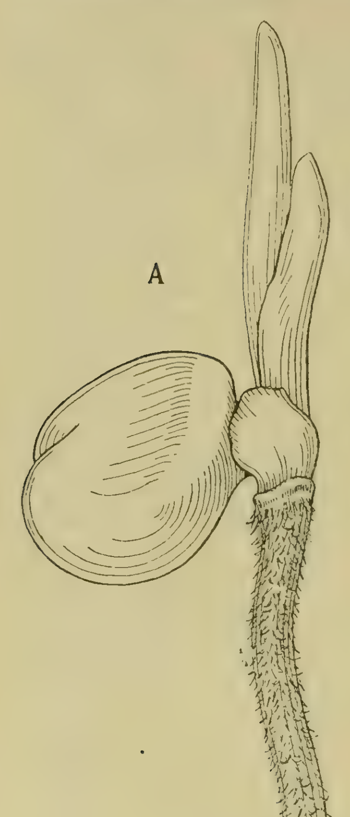


Fig. 340. *Ruscus aculeatus.*
A Keimung; am Samen ist die Scheide des Keimblattes, darüber 2 Niederblätter, darunter die mit Wurzelhaaren besetzte Hauptwurzel sichtbar. B Längsschnitt durch denselben Keimling; Keimblatt und der im 2. Niederblatt geborgene Stengel sichtbar. 4 : 1. (Orig. O. K.)

Bei den *Asparageen* ist der Keimungsvorgang ganz ähnlich wie etwa bei *Convallaria* oder *Polygonatum* (Fig. 340). Wie aber schon oben bemerkt, zeichnen sich sämtliche mitteleuropäischen *Asparageen* dadurch aus, daß sie von allem Anfang an aus der Hauptknospe einen oberirdischen Stengel ohne Laubblätter, aber mit Phyllokladien (Fig. 337) treiben und die Grundachse sympodial fortwächst. Ja, bei *Asparagus officinalis* erscheinen gleich im ersten Jahre 5—6 oberirdische Triebe rasch aufeinander; bei *Asparagus acutifolius* und *Ruscus hypoglossum* bilden sich im ersten Jahre 1—2 oberirdische Triebe, bei *Ruscus aculeatus* nur einer. Vom zweiten Jahre an sprossen auch bei den letztgenannten Arten in der Regel mehrere, zumeist 2—4 oberirdische Triebe hervor. Die Zahl der länglich-ovalen Phyllokladien an einem Stengeltriebe beträgt bei *Ruscus hypoglossum* anfangs zumeist zwei, seltener eins.

In letzterem Falle entwickelt sich der ganze oberirdische Trieb zu einem langgestielten Phyllokladium, das dadurch den Anschein eines Laubblattes gewinnt. Bei *Ruscus aculeatus* erscheinen am Stengel des ersten Jahres 5—15, an den beiden des zweiten Jahres 6—25 harte eiförmige zugespitzte Phyllokladien. Die Stengel der *Asparagus*-Arten verzweigen sich schon von allem Anfang an und tragen eine Menge dünner nadelförmiger Phyllokladien.

Die drei Entwicklungsperioden lassen sich auch bei *Ruscus* sehr schön verfolgen. Bei *Ruscus hypoglossum* stellt die Grundachse im ersten Jahre ein etwas zartes, längliches Rhizom vor, mit einigen alternierenden weißlichen scheiden- oder schuppenförmigen Blattgebilden mit ringförmiger Basis. Die jüngste Blattscheide schließt eine Nebenknospe ein, aus der sich das Rhizom im nächsten Jahre fortsetzt. Die Hauptknospe entwickelt sich, wie erwähnt, noch im ersten Jahr zum oberirdischen Stengel, der in dem Falle, wenn zwei Phyllokladien erscheinen, ein breit lanzettliches häutiges, rasch abwelkendes Blattgebilde trägt; aus dessen Achsel entspringt das eine Phyllokladium, wogegen das zweite die direkte Fortsetzung des Stengels bildet. Am Rhizomsproß des nächsten Jahres erscheinen wieder einige scheidenförmige Blattgebilde und eine Nebenknospe, aus der sich das Rhizom wieder weiterhin fortsetzen wird. Der Stengel trägt wieder nur wenige, 1—3 Phyllokladien, die in nächster Nähe zueinander stehen, sodaß sie fast quirlförmig angeordnet erscheinen; mit dem einen schließt der Stengel ab, die übrigen stellen Seitenverzweigungen vor und sind demgemäß von einem häutigen Tragblatt gestützt. Die Zahl der Wurzeln beträgt an jedem Rhizomsproß 1—2, wobei die erste Wurzel gewöhnlich die kräftigere ist. Das erste Stadium der ontogenetischen Entwicklung wird gekennzeichnet durch das längliche dünne Rhizom, das durch Streckung je eines Internodiums zuweilen sogar ausläuferartig wird, durch die geringe und schwankende Anzahl der Internodien, und durch den oberirdischen Stengel, der nur an einem Punkte zu Phyllokladien sich verzweigt. Von der zweiten Periode an beträgt die Zahl der Niederblätter an jedem Rhizomsproß in der Regel genau fünf. In der Achsel des fünften und vierten Niederblattes befindet sich je eine Nebenknospe, die so wie sämtliche Blattgebilde auch zweireihig angeordnet sind, also rechts und links stehen. Die Rhizomsprosse gliedern sich zugleich etwas voneinander ab, indem sie in der Mitte ziemlich stark anschwellen. Die Zahl der Wurzeln ist auch eine größere. Die oberirdischen Stengel verzweigen sich mannigfaltiger, indem sie nicht nur an einem, sondern an zwei oder mehreren Punkten je einen Scheinquirl mit je zwei oder drei Phyllokladien tragen, sodaß also die Gesamtzahl der Phyllokladien an einem Stengel 6—24 beträgt. Sämtliche Phyllokladien, mit Ausnahme des Endphyllokladiums, weisen unterhalb ihrer Basis ein häutiges Stützblatt auf, wodurch sie als Seitenverzweigungen gekennzeichnet sind.

Bei *Ruscus aculeatus* trägt der Stengel des ersten Entwicklungsstadiums schon mehrere Scheinquirle mit mehreren Phyllokladien. In der zweiten Entwicklungsperiode erscheinen aber auch regelrechte, gestreckte dünne walzliche Nebenzweige, die wieder für sich an mehreren Stellen sich zu Phyllokladien verzweigen. Ebenso verändert sich auch das Rhizom ähnlich dem von *R. hypoglossum*. Die Verzweigung des Stengels kann bei allen Arten wieder geringer werden. Ist aber das Rhizom typisch ausgebildet, so kann die Pflanze schließlich in das dritte Entwicklungsstadium treten und Blüten hervorbringen. Es finden sich somit auch fertile Exemplare mit recht wenigen Phyllokladien.

Bei *Asparagus* ist die Grundachse anfangs ganz unansehnlich. Nach Scholz (165) trägt schon das erste schuppige Niederblatt eine Nebenknospe, die zum ersten Seitenzweig auswächst, aus dem dann die Grundachse wieder weiter sich verzweigt. Die Hauptknospe bildet sich jedesmal zum oberirdischen Stengel um. In der zweiten Entwicklungsperiode bildet sich bei *A. officinalis* und *A. tenuifolius* ein stark gestauchtes, nahezu fingerdickes holziges Rhizom aus, das mit Blattschuppen,

sowie mit zahlreichen starken Wurzeln bedeckt ist. Die primäre Wurzel ist bei unsern *Asparagus*-Arten immer nur walzlich.

Wie es bei den *Asparagoideen*, am schönsten bei *Polygonatum*, aber auch bei den anderen Gattungen, sehr gut nachgewiesen werden kann, ist zwischen der Ausbildung der Pflanze in verschiedenen Stadien eine Gesetzmäßigkeit vorhanden in dem Sinne, daß die Pflanze eines spätern Zeitpunktes von dem Zustand der Pflanze in einem vorhergehenden Zeitpunkte direkt abhängt. Es sind dabei unter Zustand der Pflanze deren sämtliche Merkmale und Eigenschaften zu verstehen. So selbstverständlich und einleuchtend dieser Satz lautet, ist er doch bisher in der Literatur sehr wenig, hauptsächlich nur in physiologischen Werken, aber auch da nur vorübergehend und nicht vornehmlich in Bezug auf die ganze Pflanze, besprochen worden. Es sei nochmals betont, daß sowohl die Dimensionsverhältnisse als auch der morphologische Wert der Organe von einem vorhergehenden Zustand der Pflanze als abhängig erwiesen wurden. Nun kommt aber noch der viel allgemeiner bekannte Satz hinzu, daß die Pflanze auch von den äußeren physiologischen Umständen abhängt, und zwar nicht nur von den zu einem gewissen Zeitpunkte gegenwärtigen, sondern auch von den vorhergehenden. Diese zwei Sätze lassen sich nun zu einem einzigen zusammenfassen, der folgendermaßen lautet: Der Zustand der Pflanze ist zu einem jeden Zeitpunkt durch zwei Hauptfaktoren bestimmt, nämlich von dem Zustand derselben Pflanze an einem vorhergehenden Zeitpunkt und von den seit diesem Zeitpunkt einwirkenden äußeren Umständen. Beide Hauptfaktoren setzen sich aus einer Menge Elementarfaktoren zusammen. Nur durch deren genaue Festsetzung bis in die kleinsten Einzelheiten in jeder Hinsicht wird das verlangte Ziel der exakten Wissenschaften, Vorausbestimmen später eintretender Ereignisse, auch für die Gesamtökologie der Pflanze als erreichbar betrachtet werden können. Und um die Elementarfaktoren richtig bewerten zu können, ist es notwendig, erst die zwei Hauptfaktoren auseinander zu halten, denn wenn man den einen vernachlässigt, so setzt man sich der Gefahr aus, den andern Hauptfaktor und seine Elementarfaktoren zu überschätzen.

4. Anatomischer Bau. a) Wurzel. Die Rinde besteht zumeist aus Parenchym; die peripherischen Zellreihen sind zumeist zu einem Hypoderm umgewandelt, dessen Zellen aber nicht besonders dickwandig werden. Raphiden sind stets vorhanden. Die Zahl der Gefäßbündelstrahlen variiert zwischen 3—32. Ein durchgreifender Unterschied zwischen den mitteleuropäischen Arten der drei ersten und jener der vierten Gruppe ist immer wahrzunehmen, indem bei letzteren im Grundgewebe vielfach perforierte Zellen vorkommen und ein ansehnliches Markgewebe vorhanden ist, was für die mitteleuropäischen Arten der drei ersten Gruppen nicht zutrifft. Die *Asparageen* sind auch durch sehr stark gebaute Hadromelemente ausgezeichnet. Die Zahl der Gefäßbündelstrahlen beträgt bei *Convallaria majalis* 8, die Rinde besteht aus 12—14 Zellreihen; die vier äußeren Zellreihen gelten als Hypoderm. In der zweiten und dritten Rindenzellschicht finden sich bei *Paris quadrifolius*, in der 5 Zellreihen dicken Rinde auch bei *Majanthemum bifolium* Pilzhyphen (162), jedoch nicht konstant; bei den übrigen *Aparagoideen* sind solche nicht beobachtet worden.

In der Wurzel von *Paris quadrifolius* ist weder eine typische Endodermis, noch ein typisches Perikambium vorhanden, während doch sonst bei allen einheimischen *Asparageen* diese zwei für die Wurzel der Blütenpflanzen überhaupt charakteristischen Zellreihen fast niemals fehlen. Die inneren Zellreihen der Rinde sind bloß etwas derber gebaut als die äußeren und besonders als die sehr zarten mittleren Zellreihen, aber eine regelrechte Endodermis kommt nicht zustande. Dies trifft auch für *Trillium*, wenigstens für die untersuchten[1]) zwei Arten, *T. erectum* und *T.*

[1]) Auf Grund lebenden Materials aus dem Dahlemer bot. Garten.

grandiflorum zu. Scholz (165) und Raunkiär (154) erwähnen zwar auch eine Endodermis in der Wurzel von *Paris quadrifolius*; aber die betreffenden Zellreihen bestehen bei *Paris* nicht aus den charakteristischen Zellen mit verdickten und verholzten Seiten- und Innenwänden und dünnen Außenwänden, sondern sie sind gleichmäßig verdickt und anscheinend nicht verholzt; dünnwandige Durchlaßzellen, die für die typische Endodermis charakteristisch sind, fehlen ebenfalls. Im übrigen schließt sich der anatomische Bau der Wurzel dem der nächstverwandten Gruppen (*Convallaria* und *Polygonateae*) an, indem weder ein zentrales Mark zu unterscheiden ist, noch aber perforierte Zellen im Grundgewebe vorkommen.

Die Zahl der Gefäßbündelstrahlen beträgt bei *Majanthemum* in der Regel drei, bei *Polygonatum* mehr als 10, bei *Streptopus* 5—8. (Siehe auch Scholz, a. a. O., S. 35). Die Wurzel von *Majanthemum* zeichnet sich auch dadurch aus, daß im Zentrum ein Holzgefäß, das weiteste im ganzen Querschnitt, sich befindet. Ein ähnlicher Fall ist (Haberlandt 61) für *Allium ascalonicum* bekannt.

Bei *Polygonatum* nimmt die Rinde einen verhältnismäßig weiten Raum ein. Bei *P. latifolium* ist das Verhältnis zwischen dem Radiusteil der Gefäßbündel (vom Zentrum der Wurzel bis zur Endodermis) und zwischen dem Radiusteil der Rinde (von der Endodermis bis zum Rande) wie 1 : 1,5, ja wie 1 : 2; bei *P. multiflorum* sogar wie 1 : 4, zumindest aber wie 1 : 2.

Die Wurzel von *Ruscus* ist in den inneren Partieen durch starke Verholzung ausgezeichnet, und zwar die von *R. aculeatus* in noch höherem Grade als die von *R. hypoglossum.*

Asparagus: Das Hypoderm umfaßt mehrere Zellreihen und die Gefäße zeichnen sich im Vergleich zu allen verwandten Gattungen durch die größte Breite aus. Bei *Asparagus officinalis* finden wir im Zentrum der Wurzel ein Markgewebe, das aus dickwandigen, einfach perforierten Zellen besteht. Im halben Durchmesser des ganzen Markgewebes lassen sich etwa 10 Zellreihen zählen. Die Zahl der Gefäßstrahlen beträgt etwa 25. In den Hadrombündeln fallen nebst den zahlreichen, kleinen Tracheïden je 2—3 Gefäße durch ihre Weite und durch starke Wände auf. Der innere Durchmesser eines Gefäßes beträgt 70—80 μ, seine Wand ist 10—14 μ dick. Die Gefäße von *Asparagus*, und in erster Linie von *A. officinalis*, sind auch in den Kaulomteilen, besonders auch im oberirdischen Sproß, durch die größte Weite und die dicksten Wände ausgezeichnet. Die ökologische Bedeutung ist darin zu suchen, daß die oberirdischen Organe, namentlich der vielverzweigte oberirdische Stengel und die außerordentlich zahlreichen Phyllokladien alljährlich im Frühjahr äußerst rasch emporsprossen (Spargelsproß!), und da alle oberirdischen Teile anfangs noch ganz zart sind, so muß ihnen eine besonders große Menge Wasser rasch zugeführt werden. Dies ist nur auf Grund der sehr weiten, auf einmal sehr viel Wasser fassenden Gefäße möglich. Die starke Wand hat die mechanische Aufgabe, bei den später eintretenden Trockenperioden die Gefäße zu schützen. Wären die Wände schwächer gebaut, so müßten die Gefäße im Sommer infolge des geringeren eigenen Turgordruckes Schaden nehmen; so aber können sie den ganzen Sommer gefahrlos überstehen und die ganze Pflanze kann bei größter Trockenheit bis tief in den Herbst hinein standhalten. Den prägnantesten ökologischen Gegensatz bietet *Paris quadrifolius* mit dem sehr kurzlebigen Stengel und auch in den Wurzeln zarten Gefäßen, deren Durchmesser kaum 30 μ beträgt und deren Wände bloß 2—3 μ messen. In der Wurzel von *A. officinalis* folgen ferner das Perikambium, die Endodermis, die dem Mark ähnlich gebaute innere Rinde mit etwa 25 Zellreihen, weiter das als äußere Rinde zu betrachtende, 5—6 Zellreihen zählende Hypoderm, schließlich die Epidermis. Bei *A. tenuifolius* beträgt der innere Durchmesser der Gefäße bloß 30—45 μ, aber deren Wände sind ebenfalls außerordentlich dick.

b) Rhizom. Der anatomische Bau des Rhizoms variiert vielfach und bietet sowohl ökologische, als auch außerordentlich wertvolle systematische Merkmale, so daß sämtliche mitteleuropäische und auch mehrere bisher untersuchte exotische Arten auf Grund des Rhizoms anatomisch bestimmt werden können. Die Dimensionsverhältnisse zwischen Rinde und Zentralzylinder sind weiten Schwankungen unterworfen. Die innersten Zellreihen der Rinde sind sehr verschieden gebaut. Sehr oft sind sie zu einem scharf markierten Stereomring umgewandelt, der bald aus mehreren (*Convallaria*), bald aus einer einzigen Zellreihe besteht und in diesem Falle in jeder Hinsicht den Charakter einer Endodermis annimmt, wie sie in Wurzeln nicht schöner ausgebildet sein kann (*Majanthemum*). Bei *Polygonatum* hingegen ist die Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder verwischt, wie dies schon Guillaud (77) bemerkte. Auch herrscht ein durchgreifender Unterschied zwischen dem Rhizom der mitteleuropäischen mesophilen Arten der drei ersten Gruppen einerseits und den mehr xerophilen der vierten Gruppe andererseits; indem bei ersteren sämtliche Elemente des Grundgewebes außer dem etwaigen Stereomring zumeist dünnwandig und jedenfalls nicht perforiert bleiben und die Gefäßbündel in den zumeist gestreckteren Internodien des mehr oder minder zarten Rhizoms mit der Längsachse ziemlich parallel verlaufen; wogegen bei letzteren das Grundparenchym bei sämtlichen Arten vielfach perforierte, derbe Zellen aufweist. Auch die Elemente des Mestoms sind bei den drei ersten Gruppen verhältnismäßig dünnwandig und zarter. (Ausnahme: *Streptopus.*)

Convallaria: Im Rhizom sind dem aus 1—3 Zellreihen bestehenden Stereomring mehrere kollaterale Gefäßbündel angeschmiegt, so daß das zarte Leptom nach außen vom Stereomring, nach innen zu aber vom ziemlich starken Hadrom geschützt ist. Die mehr zentral gelagerten Gefäßbündel sind konzentrisch gebaut, sodaß auch hier das Leptom ringsum vom Hadrom mechanisch geschützt ist (Fig. 341).

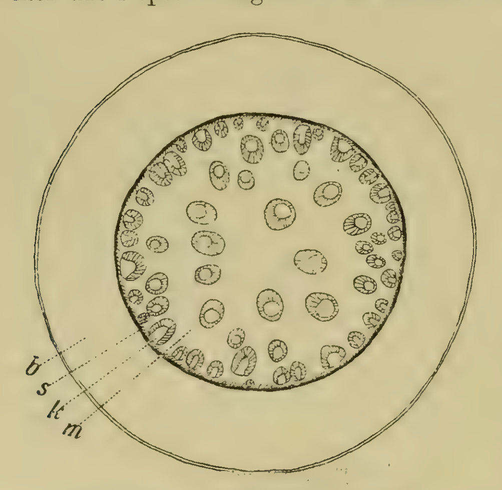


Fig. 341. *Convallaria majalis.* Querschnitt durch den dicken aufrechten Teil des Rhizomes, 15:1; b Rinde, s mechanisches Gewebe, k Gefäßbündel, m Mark. (Nach Raunkiär.)

Im Rhizom von *Paris quadrifolius* finden wir eine Rinde aus 10—12 Zellreihen, von denen die mittleren sehr zart sind; nach innen zu werden die Zellen kleinlumiger und dickwandiger, auch die äußersten Zellreihen sind etwas kräftiger. Sämtliche Zellen führen aber Stärke und sind kaum verholzt. Die primäre Epidermis, deren äußere und innere Zellwände verdickt sind, wird früh abgestoßen und deswegen fand Guillaud keine Schließzellen vor, wie dies schon Heim (208, S. 20) bemerkte. Durch den Mangel eines typischen, gut verholzten Stereoms im Rhizom sind sämtliche *Parideen*, auch *Trillium* und *Medeola* charakterisiert, so daß dies einen durchgreifenden Unterschied gegen alle übrigen Gruppen der *Asparagoideen* bedeutet. So ist die Annahme Schulzes (168), daß die *Parideen* anatomisch nicht durchgreifend abgeschieden werden können, zu berichtigen.

Majanthemum: Das Parenchym führt keine Stärke. Dem Stereomring, der hier ganz den Charakter einer Endodermis annimmt, sind 8—16 Gefäßbündel mit ihrem zarten Leptomteil mehr oder weniger angelagert; außerdem sind noch einige ganz wenige, mehr konzentrisch gebaute Gefäßbündel im Zentralzylinder

verstreut. In den Kurztrieben, die in der Regel Blütensprosse tragen, besteht das Parenchym des Zentralzylinders aus merklich dickwandigen Zellen, wofür die Endodermis etwas dünnere Wände aufweist; in den Langtrieben, die den ontogenetisch jüngeren und noch sterilen Zustand der Pflanze vorstellen, ist das Verhältnis umgekehrt.

Das Rhizom von *Polygonatum* ist durch den gänzlichen Mangel an Stereom und selbst eines stereomähnlichen Ringes an der Peripherie des Zentralzylinders, sowie durch den Mangel an Amylum, das durch Schleim vertreten wird, ausgezeichnet; bloß die Schließzellen der Spaltöffnungen führen Stärkekörner. Im sehr breiten Zentralzylinder finden sich zahlreiche Gefäßbündel zerstreut vor, wobei die mehr zentral gelagerten mehr konzentrisch, die peripherisch gelagerten mehr kollateral gebaut sind. Raphiden führende Zellen sind so wie in allen Teilen sämtlicher *Asparagoideen* auch hier vorhanden, und zwar sehr reichlich und stark entwickelt. Spaltöffnungen sind zahlreich (Fig. 342). Sie erheben sich über die durchschnittliche Oberfläche, indem die Begleitzellen, bei *P. verticillatum* auch noch eine bis zwei benachbarte Zellen, sich schräg oder fast gerade nach aufwärts richten und an der Spitze der so zustande kommenden beträchtlichen Erhöhung Spaltöffnungen tragen (Fig. 343). Es ist dies ein ähnlicher Bau wie am Fruchtstiel von *Cucurbita* (**61**, S. 406, Fig. 169). Vom Rhizom anderer verwandter Gattungen sind auch Spaltöffnungen bekannt, aber nirgends sind sie so zahlreich, so groß und so auffallend erhaben, wie bei *Polygonatum*. Ihre große Anzahl hängt wohl damit zusammen, daß das Rhizom verhältnismäßig dick und fleischig ist und als Speichermaterial Schleim führt. Die starke Erhebung über das Niveau des Rhizoms bietet wohl zweierlei Vorteile. Erstens wird dadurch im Innern der papillenartigen Erhöhung eine hohe Atemhöhle geschaffen, die zu jeder Zeit, auch wenn die Schließzellen geschlossen sind, Luft führt, so daß also hier gleichsam eine gewisse Menge Luft aufgespeichert wird. Dadurch ist das Rhizom gegen Erstickung gesichert auch für den Fall, wenn es infolge ungünstiger äußerer Umstände gezwungen ist, die Spaltöffnungen zu schließen. Dies kann gerade bei *P. verticillatum* am häufigsten eintreten, weil das Rhizom dieser Pflanze an ihrem mehr hygrophilen Standorte oft in durchtränkter Erde wächst und selbst von Wasser überschwemmt wird. So finden wir auch tatsächlich bei dieser Art den Spaltöffnungsapparat am stärksten erhöht, mit der längsten Atem-

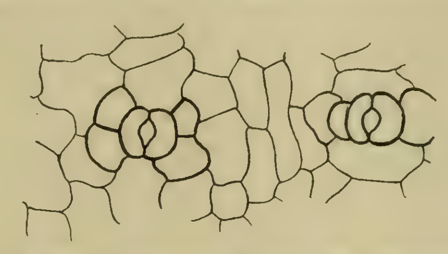


Fig. 342. *Polygonatum latifolium*, Rhizom. Oberflächenansicht der Epidermis mit 2 erhöht stehenden Spaltöffnungen. 130:1. (Orig. B.)

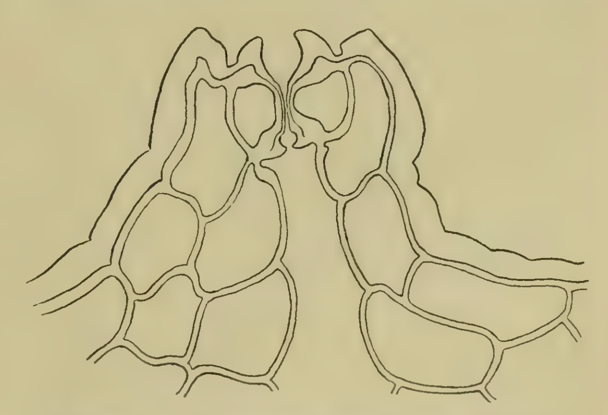


Fig. 343. *Polygonatum verticillatum*, Rhizom. Querschnitt mit einem erhöht stehenden Spaltöffnungsapparat, 360:1. (Orig. B.)

höhle. Außerdem sind die Spaltöffnungen infolge ihrer erhabenen Lage auch gegen Verstopfung besser gesichert, eine Gefahr, die im erdigen und bisweilen sehr feuchten, ja nassen Medium des Rhizoms sehr nahe liegt; diese letztere Erklärung erwähnt Haberlandt auch für *Cucurbita* (a. a. O.).

Das kurze, derbe Rhizom von *Streptopus* zeichnet sich durch starke Verholzung aus.

Bei *Ruscus* sind die sehr zahlreichen Tracheïden englumig und sehr fest gebaut. Im Rhizom von *R. hypoglossum* läßt sich ein schwacher, endodermisähnlicher Stereomring unterscheiden, der aus 1—2 Zellreihen besteht; im übrigen ist es etwas weniger stark verholzt, als das von *R. aculeatus*.

Asparagus ist gegenüber *Ruscus* wieder durch ein ziemlich ausgedehntes Hypoderm charakterisiert. Bei *A. officinalis* sind sämtliche Gefäßbündel leptozentrisch gebaut und es kommen auch hier verhältnismäßig weitlumige und sehr dickwandige Gefäße vor. Der innere Durchmesser der größeren Gefäße beträgt bei dieser Art 30 μ, bei *A. tenuifolius* etwa 20 μ, die Wand mißt bei beiden Arten etwa 6 μ. Stärke findet sich in dem Rhizom nicht.

c) Stengel. Der Stengel von *Paris quadrifolius* (sowie überhaupt die ganze Pflanze) ist im Vergleiche zu den übrigen *Asparagoideen* am zartesten gebaut, indem er gar kein Stereom aufweist, und nicht einmal die Stelle des bei sämtlichen *Polygonateen* sehr gut ausgebildeten Stereomrings an der äußeren Grenze des Zentralzylinders durch kleinlumige lichte Zellreihen angemerkt ist, wie dies im Blütenschaft von *Convallaria* bemerkbar wird. Selbst die Gefäße haben ziemlich dünne Zellwände, so daß der Stengel hauptsächlich nur durch den Turgordruck mechanische Stütze erhält. Nur die äußerste Rindenschicht zeigt (154) Zellen mit kollenchymatischer Wandverdickung (Fig. 344 D). Die Gefäßbündel, die also nur Mestom

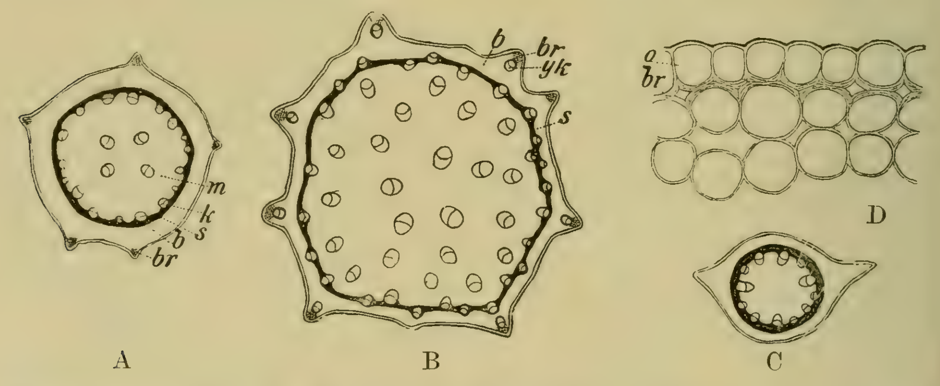


Fig. 344. Bau des Stengels in Querschnitten.
A *Majanthemum bifolium*, B *Polygonatum officinale*, C *Convallaria majalis*; b Rinde, s mechanischer Ring, k Gefäßbündel, yk Gefäßbündel in der Rinde, m Mark, br Kollenchym, 15:1. D *Paris quadrifolius*, Stück vom äußeren Teil des Stengelquerschnittes. 200:1; o Epidermis, br kollenchymartig verdickte Zellwände. (Nach Raunkiär.)

aufweisen, sind in drei Kreise angeordnet; im innersten Kreis kommen 4, im mittleren und äußeren je 8 Gefäßbündel zu liegen; ihre Zahl beträgt also fünfmal 4, was mit dem Aufbau der Blüte — je 4 Organe in fünf Kreisen angeordnet — in Korrelation steht; die Gefäßbündel des äußeren Kreises sind die schwächsten, die des mittleren die stärksten.

Im Stengel von *Majanthemum* (Fig. 344 A) ist die Anordnung der Gefäßbündel eine sehr charakteristische, indem 8—12 stärkere Gefäßbündel dem Stereomring sich

anlegen, einige schwächere mehr der Mitte zu, aber ebenfalls in einem Kreise angeordnet zu stehen kommen. Der Stereomring ist auch hier gut wahrnehmbar, obwohl er an den freien, von Gefäßbündeln nicht berührten Stellen sehr dünn ist und im oberen Teil des Stengels fast verschwindet. Den am Stengel hervortretenden Rippen entsprechen (nach **154**) kollenchymatisch verdickte Zellen unter der Epidermis.

Im Stengel von *Polygonatum* ist ein gut ausgebildeter Stereomring vorhanden. Im breiten Zentralzylinder sind die zahlreichen, zumeist sehr isoliert stehenden Gefäßbündel unregelmäßig verteilt. Das Querschnittsbild von *P. latifolium* ist eckig, mit einfachen, einzelligen, ziemlich langen, geraden Trichomen an den Kanten; das von *P. officinale* (Fig. 344 B) eckig, ohne Trichome, in jeder Rippe des Stengels liegt ein Gefäßbündel, welches mit der Epidermis durch Kollenchym verbunden ist, und auch die Wände zwischen Epidermis und Rinde sind kollenchymatisch verdickt (**154**); das von *P. multiflorum* ist rund, ohne Trichome. Der Stengel von *P. verticillatum* fällt durch verhältnismäßig starkes Stereom und Hadrom auf.

Der Stengel von *Streptopus* weist wie der von *Polygonatum* einen starken Stereomring auf. Mit Hinsicht auf die Standortsverhältnisse dieser Pflanze wirkt dies vielleicht überraschend, da ja z. B. der Stengel von *Paris* stereomlos ist, und die Blätter von *Streptopus* ebenso wie die von *Paris* sehr zart gebaut sind und hauptsächlich nur durch den Turgordruck mechanische Festigkeit erhalten. Nichtsdestoweniger ist der Stereomring im Stengel von *Streptopus* ökologisch sehr wichtig. Denn der Stengel ist infolge seines eigenen Gewichtes, desjenigen seiner Zweige und seiner zahlreichen Blätter und Fruktifikationsorgane ziemlich schwer belastet. Die im Vergleiche zu allen nächstverwandten Gattungen große und ausgebreitete Pflanze müßte unter ihrem eigenen Gewicht zusammenknicken, wenn ihr Stengelwerk nicht mechanisch fest gebaut wäre. Die zahlreichen Gefäßbündel verteilen sich in 2—3 Kreise, und das Hadrom ist um das Leptom herum ziemlich regelmäßig halbmondförmig angeordnet. Die Gefäße sind auffallend groß, so daß sie an die von *Asparagus* erinnern, aber ihre Wandungen sind zart. Die weiten Gefäße stehen sicherlich mit dem schnellen Aufschießen des Sprosses in Beziehung, zu welcher Zeit rasch viel Wasser zugeführt werden muß. Wenn die Wand der Gefäße dabei dünn bleibt, so bedeutet dies für *Streptopus* an dem Standorte dieser Pflanze, wo sie gegen Trockenheit den ganzen Sommer hindurch vollkommen geschützt ist, keine Gefahr.

Der Stengel der *Asparageen* zeichnet sich wieder im Gegensatze zu sämtlichen anderen einheimischen *Asparagoideen* durch perforierte Grundgewebselemente aus, wie es selbst noch bei dem verhältnismäßig zarten *A. tenuifolius* zu erkennen ist. Bei *Asparagus* fallen wieder die außerordentlich weiten (56—70 μ bei *A. officinalis*, 70—90 μ bei *A. verticillatus*) und sehr dickwandigen Holzgefäße, wie auch die verhältnismäßig weiten Siebröhren, sowie das braune Hypoderm auf. In den zahlreichen Gefäßbündeln im Stengel von *A. officinalis* wird der zarte Leptomteil durch den hufeisenförmig angeordneten kräftigen Hadromteil von innen und seitlich, teilweise auch peripherisch geschützt. Die an den beiden Spitzen des hufeisenförmigen Hadromteils stehenden Gefäße sind die größten und nicht wie bei den drei ersten Gruppen fast durchwegs ringförmig oder spiralig, sondern netzförmig oder treppenförmig verdickt. Bloß die kleinen Tracheïden weisen auch Spiralverdickung auf. In den mittleren Partieen des Stengels führen die peripherisch gelegenen, subepidermalen Rindenzellen etwas mehr Chlorophyll als die inneren. Wenn im Stengel noch sehr weite Siebröhren vorkommen, so ist das wohl auch mit der raschen Entwicklung der Pflanze im Frühjahr und der ausgiebigen Blüten- und Fruchtbildung in Zusammenhang zu bringen. Der Stengel von *A. acutifolius* ist

am stärksten verholzt, und namentlich besteht auch das Markgewebe aus stark verholzten Zellen.

Im Stengel von *Ruscus* finden wir unter der Epidermis 2—3 Zellreihen mit Chlorophyll gefüllt; unterhalb dieses kompakten Grüngewebes befindet sich eine innere Rinde, die teils aus kleineren chlorophyllführenden, teils aus bedeutend größeren farblosen Zellen besteht. Eine derartige Ausbildung der Rinde ist für den Stengel von *Ruscus* gegenüber allen anderen Gattungen der Unterfamilie charakteristisch. Der Stereomring besteht bei *R. aculeatus* aus 6—12 Zellreihen, und einige kleinere Gefäßbündel sind ihm eingelagert. Auch das Leptom der übrigen Gefäßbündel ist nicht nur von innen und seitwärts durch die große Menge der kleinlumigen Tracheïden, sondern auch gegen die Peripherie zu durch Hartbast geschützt. Bei *R. hypoglossum* besteht der Stereomring nur aus 3—6 Zellreihen und der Hartbast weist etwas dünnere Wände auf als bei der ersteren Art.

d) Phyllokladium. Der Querschnitt des Phyllokladiums der mitteleuropäischen *Asparagus*-Arten bietet immer das Bild einer runden oder mehr minder eckigen Scheibe (Fig. 345). In der einfach gebauten Epidermis finden sich einige schwach eingesenkte Spaltöffnungen vor. Dann folgt ein Grüngewebe, das (im Querschnitt) überwiegend Palissadenzellen aufweist, die aber nicht zu dicht beieinander stehen; ferner einige farblose Parenchymzellen, ein Stereomring (*A. tenuifolius*) und ein sehr dünner Zentralzylinder. Das Zentrum desselben wird bei *A. officinalis* durch ein kleines, bei *A. verticillatus* durch ein starkes Stereombündel eingenommen und diesem sind die Hadromteile angelagert. Dem Hadromteil folgt nach außen zu der Leptomteil, der auswärts dem Rindenparenchym anliegt. Ein Stereomring ist hier nicht vorhanden. Die Gefäßbündel von *A. acutifolius* sind gänzlich in Stereom eingebettet. Die Anordnung des Stereoms in der Mitte und nicht an der Peripherie im *Asparagus*-Phyllokladium erklärt sich physiologisch dadurch, daß es nicht wie der Stengel säulenfest, sondern zugfest gebaut sein muß, da es gar nichts zu tragen hat, aber dem Winde Widerstand leisten muß. Der anatomische Bau des *Ruscus*-Phyllokladiums gleicht bei flüchtiger Betrachtung dem eines Laubblattes, indem die Epidermis mit den Spaltöffnungen unter- und oberwärts (Fig. 346) und auch das Grüngewebe ganz ähnlich gebaut sind, wie in einem Laubblatte. Das *Ruscus*-Phyllokladium ist auch tatsächlich öfters als Laubblatt angesprochen worden; die Frage über seine morphologische Natur hat zu heftigen, und nicht immer sachlichen Polemiken Anlaß gegeben. Der ganze Spaltöffnungsapparat mit den etwas schmalen Begleitzellen erinnert vornehmlich an den des *Convallaria*-Blattes. An der Basis findet man einen regelrechten, wenn auch ziemlich flach gedrückten Zentralzylinder (das sicherste anatomische Kennzeichen jedes Kaulomorganes), der sich dann aufwärts in mehrere kleinere Zentralzylinder

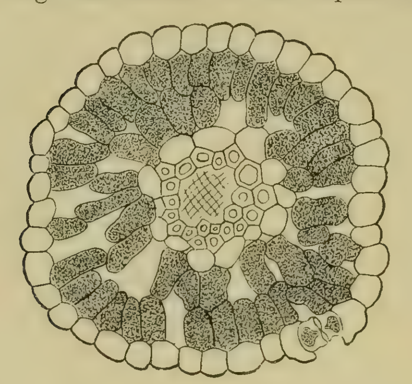


Fig. 345. *Asparagus tenuifolius.* Querschnitt eines Phyllokladiums, 200:1 (Orig. B.)

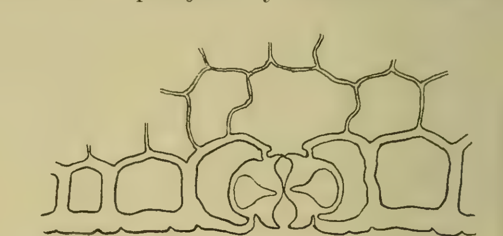


Fig. 346. *Ruscus aculeatus,* Phyllokladium. Querschnitt der Epidermis mit einem Spaltöffnungsapparat, 350:1. (Orig. B.)

spaltet, an der Spitze des Phyllokladiums aber wieder zusammenschließt. Die mit ihrem Leptomteile immer womöglich gegen die Peripherie, mit ihrem Hadromteil immer womöglich zentral gerichteten und dadurch das Phyllokladium als Kaulom, nicht aber als Blattgebilde charakterisierenden Gefäßbündel kommen nur innerhalb des durch einen starken Stereomring eingegrenzten Zentralzylinders vor. Das etwas zarter gebaute, breitere Phyllokladium von *R. hypoglossum* weist in den zentralen Schichten auch große farblose Parenchymzellen auf; bei *R. aculeatus* ist das ganze Grundgewebe des Zentralzylinders hochgradig verholzt, wodurch das Phyllokladium starr wird. Die Meinungen über die Deutung des Phyllokladiums gehen aber wie bemerkt, noch immer auseinander; in jüngster Zeit ist Zweigelt (210) wieder für seine Kaulomnatur eingetreten, während es Daněk (207) in seinem unteren Teil als einen flügelartig verbreiteten Kurztrieb ansieht, der ganz allmählich mit einem Endblatt zusammenfließen soll.

e) Laubblatt. Das parenchymatische Grundgewebe des Blattes führt nicht immer in allen Zellen Chlorophyll, sondern bei den *Convallarieen* läßt sich außer dem eigentlichen grünen Chlorophyllparenchym auch noch ein Wasserspeichergewebe erkennen, das aus wenigen großen Zellen besteht und hauptsächlich die Mitte des Blattes (im Querschnitt) einnimmt. Ein durchgreifender Unterschied zwischen Palissaden- und Schwammgewebe ist hier nicht vorhanden, überhaupt kommt ein typisches Palissadengewebe gar nicht zur Ausbildung. Dies trifft auch für die Phyllokladien von *Ruscus* zu, doch sind sie im allgemeinen derber gebaut. Nur in denen von *Asparagus* zeigen sich typische Palissadenzellen. Die meisten Mesophyllzellen erscheinen im Blattquerschnitt mehr minder mit der Blattfläche parallel länglich gestreckt, sind verhältnismäßig groß, sehr dünnwandig und sehr lose mit einander verbunden. Durch diese Ausbildung des Mesophylls sind die mitteleuropäischen *Convallarieen*, *Parideen* und *Polygonateen* ökologisch im allgemeinen als Bewohner des Waldes oder des Waldrandes gekennzeichnet, die zu starke Sonnenstrahlen und Trockenheit längere Zeit nicht ertragen können. Dem entspricht auch der Umstand, daß im Laubblatt der einheimischen Arten die Epidermiszellen im allgemeinen ziemlich groß und dünnwandig und die Stereomgewebe verhältnismäßig schwach vertreten sind. Bei den immergrünen subtropischen Arten (*Aspidistra*, *Ophiopogon*) ist das Laubblatt bedeutend fester und kompakter gebaut.

Convallaria majalis weist in Bezug auf das Mesophyll und die Epidermis ein radiär gebautes Laubblatt auf, indem zwischen dem oberen und unteren Mesophyll fast gar kein Unterschied vorhanden ist, in der Mitte große, wasserführende Zellen stehen und auch die obere Epidermis Spaltöffnungen aufweist. Dies steht ökologisch wieder damit im Zusammenhang, daß das Blatt mit der Spitze ziemlich gerade nach aufwärts gerichtet steht und somit beiderseits ziemlich gleichmäßig dem Licht ausgesetzt ist. Mechanische Stütze erhält das Blatt hauptsächlich durch die Stereombündel, die das Leptom der stärkeren Gefäßbündel begleiten und insbesondere im Mittelnerv gut ausgebildet sind. Die Schließzellen sind etwas eingesenkt, die äußere Epidermiswand ist ziemlich dick und durch eine gut wahrnehmbare Cuticula geschützt. All dem entsprechend ist *Convallaria* in kühleren Gegenden vornehmlich eine Pflanze der Tiefregion, meidet übermäßig schattige und zu feuchte

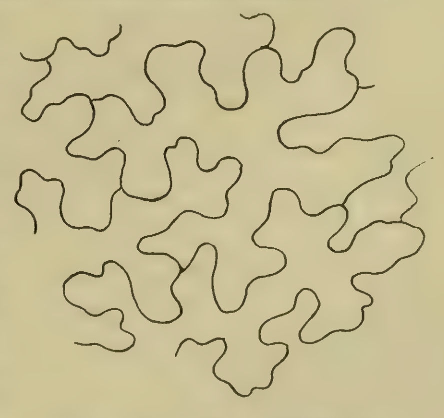


Fig. 347. *Paris quadrifolius.* Epidermis von der Blattunterseite. 130:1 (Orig. B.)

Standorte und das Blatt hält sehr lange Zeit, bis zum Spätherbst, stand. Die Geleitzelle der Schließzelle ist im Querschnitt nicht breiter als diese (Unterschied gegen sämtliche *Polygonateen*).

Bei den übrigen mitteleuropäischen Arten ist das Blatt streng bilateral gebaut, indem die oberen Mesophyllzellen etwas kleiner sind und etwas dichter bei einander stehen als die unteren, und die obere Epidermis keine Spaltöffnungen führt. Es nimmt dementsprechend auch eine mehr oder weniger horizontale Richtung ein.

Am auffallendsten wird dies bei *Paris quadrifolius*, wo die oberste Zellreihe des Mesophylls von den unteren Zellreihen am meisten abweicht und im Querschnittsbilde (nicht aber im Flächenschnitt) an Palissadengewebe erinnert, wie ja auch die wirtelig angeordneten Blätter eine genau horizontale Lage einnehmen und nur durch die Krone der Bäume von oben durchdringendes Licht erhalten.

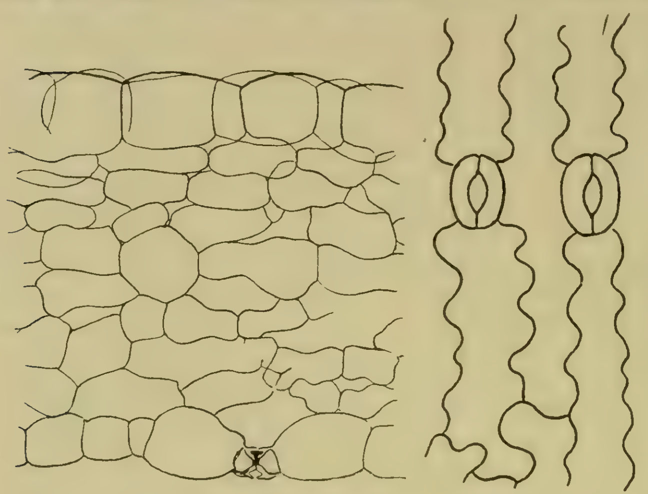


Fig. 348. *Streptopus amplexifolius.*
A Querschnitt aus dem Laubblatt; alle Zellwände sehr dünn, Epidermis und Mesophyll sehr zart gebaut. B Epidermis der Blattunterseite. 130:1. (Orig. B.)

Im Zusammenhange mit der kurzen Vegetationsdauer (bis zum Hochsommer) und dem Standort dieser Pflanze am Grunde schattiger Wälder, wo sie gegen trockene Luft und starkes Licht ausgezeichnet geschützt ist, ist ihr Laubblatt — wie auch ihr Stengel — am zartesten gebaut und weist fast die dünnsten Zellwände und das geringste Stereom auf. Mechanischen Halt bekommt es hauptsächlich durch den Turgordruck, dessen die Pflanze an ihrem geschützten Standort während ihrer kurzen Vegetationsdauer nicht bald verlustig wird. Geschieht dies im trockenen Hochsommer oder gegen den Herbst zu dennoch auf längere Zeit, so sterben die oberirdischen Organe ab und die Frucht ist bis zu diesem Zeitpunkt ausgereift. Mit der streng horizontalen Lage des Blattes erklärt sich auch die Gestalt der Epidermiszellen, die nicht mehr oder weniger längs gestreckt wie bei den übrigen Arten, sondern eher isodiametrisch und mit zahlreichen Ausbuchtungen versehen sind, so daß sie unregelmäßig sternförmig erscheinen (Fig. 347).

Besonders zart gebaut ist auch das Laubblatt von *Streptopus amplexifolius* (Fig. 348). Sämtliche Zellen sind sehr weitlumig und die Zellwände der Epidermis sind noch dünner als bei *Paris*. Ferner ist auch hier wie bei *Paris* keinerlei Stereom vorhanden; selbst die Zellen zwischen dem Leptom und der Epidermis in den Hauptnerven sind weitlumig und dünnwandig. In all dem unterscheidet sich *Streptopus* von den nächstverwandten Gattungen (*Majanthemum* und besonders *Polygonatum*) auffallend, und alle diese Merkmale sind ökologisch wichtig, indem *Streptopus* in trockeneren Gegenden nicht nur die Tief-, sondern auch die Mittelregion meidet und vornehmlich an der Grenze der subalpinen und alpinen Region, an Standorten mit feuchter Luft vorkommt, und die oberirdischen Organe von kurzer Vegetationsdauer sind. Die Epidermiszellen sind in der Flächenansicht länglich gestreckt, mit wellig gebogenen Seitenwänden, besonders an der

unteren Epidermis (Fig. 349 B). Sowohl bei *Paris*, als auch bei *Streptopus* ist der Spaltöffnungsapparat nicht eingesenkt — wie in gewissem Maße bei den übrigen Arten —, sondern ragt etwas empor (Fig. 348 A), welcher Umstand ebenfalls mit den besonderen Standortsverhältnissen der zwei Pflanzen im Zusammenhange steht.

Am dünnsten, wenn auch nicht am zartesten ist das Laubblatt von *Majanthemum* (Fig. 349). Es lassen sich zumeist nur vier Chlorophyllzellreihen unterscheiden, von denen die oberste verhältnismäßig dicht gebaut und dunklergrün, die dritte von oben etwas lichter ist. Die Epidermiszellen sind in der Oberflächenansicht von länglicher Gestalt, die Seitenwände wellig gebrochen (Fig. 349 B). Die untere Epidermis führt nicht oder kaum eingesenkte Spaltöffnungen und hauptsächlich längs der Nerven einfache, einzellige, etwas schräg stehende, ziemlich kurze Trichome.

Die Epidermiszellen von *Polygonatum* sind in der Oberflächenansicht mehr oder weniger ziegelförmig länglich gestreckt, bei *P. latifolium* mit zickzackförmigen Seitenwänden; die des schmalen, fast linealen Blattes von *P. verticillatum* sind stark gestreckt und tragen in der Mitte der Außenwand eine Längsleiste (154).

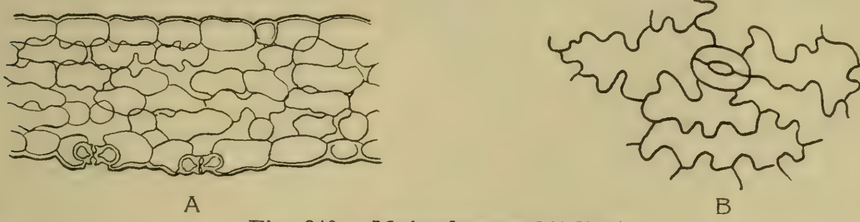


Fig. 349. *Majanthemum bifolium.*
A Querschnitt aus dem Laubblatt, 130 : 1. B Epidermis der Blattunterseite, 200 : 1 (Orig. B.)

Bei *P. officinale* (Fig. 351) verhält sich die Länge der Epidermiszelle zu deren Breite durchschnittlich wie 1—2, höchstens 3 : 1, bei *P. multiflorum* wie 3—5 : 1. Demnach läßt sich das Blatt oder auch nur ein Blattfragment aller vier *Polygonatum*-Arten schon auf Grund der Epidermiszellen anatomisch bestimmen (14). Die stärkeren Nerven (Fig. 350, 351 A) werden von einem mehr oder minder gut ausgebildeten Stereom begleitet, wie auch die der unteren Epidermis zunächst liegenden Zellen verdickte Wände aufweisen, am wenigsten bei der hygrophileren Art *P. verticillatum*, am meisten bei *P. officinale*. An der unteren Epidermis sind auch die äußeren Zellwände ziemlich verdickt (Fig. 351 A) und weisen mit Ausnahme von *P. latifolium* einen Wachsüberzug auf. Letztere Art führt, sowie auch *P. verticillatum*, an der Unterseite einzellige, einfache Haargebilde, die bei *P. latifolium* zumeist mit freiem, zuweilen aber nur mit bewaffnetem Auge zu erkennen sind. Spaltöffnungen sind nur an der Blattunterseite vorhanden, und zwar sind sie (nach 154) bei *P. multiflorum* und *P. officinale* eingesenkt, bei *P. verticillatum* nicht.

Das Grüngewebe besteht zumeist aus 4—7 Zellreihen (Fig. 350 und 351 A), von denen die unteren (Fig. 351 B) etwas lockerer gebaut sind als die oberen.

5. Der Blütenstand läßt sich am besten auf eine einfache Traube zurückführen, die in manchen Fällen sehr stark reduziert sein kann (*Polygonatum*); bei *Paris* (sowie auch bei *Trillium*) ist eine einzige endständige Blüte vorhanden. Bei den *Polygonateen* entspringt die kleine Infloreszenz oder die Einzelblüte der Achsel der Laubblätter. Bei *Convallaria* finden wir die einfache Traube am schönsten ausgebildet. Bei *Majanthemum* sind in der Regel je zwei Blüten einander genähert, doch hat man es hier ebenso wie auch bei *Smilacina* und einigen asiatischen *Convallarieen* noch immer mit einer endständigen Traube zu tun. Wie man sich überzeugen kann, ist auch der auf wenige Blüten reduzierte und stark verkürzte Blütenstand von *Ruscus* auf eine einfache Traube zurückzuführen. Dies gilt auch mehr

oder weniger für *Asparagus*, wo aber die gemeinsame Achse so stark gestaucht ist, daß sie kaum noch zu erkennen ist; jedenfalls entspringt auch hier jeder Blütenstiel der Achsel einer Braktee, die allerdings sehr vergänglich ist.



Fig. 350. *Polygonatum multiflorum.*
Querschnitt aus dem Laubblatt mit dem Mittelnerv, 130:1. (Orig. B.)

Sehr interessant sind die Zahlenverhältnisse der Blütenstände im Vergleich zur Grundzahl der Blüte. Es stellt sich nämlich heraus, daß zwischen der Grundzahl der Blüte und der Anzahl der Blüten am Blütenstand eine auffallende Korrelation herrscht. Bei *Convallaria* z.B. beträgt die Anzahl der Blüten in der Regel (wenn auch nicht ohne Ausnahme) 9—12, und zwar sehr oft genau 9 oder 12, also 3 x, wobei x eine ganze Zahl ist, wie ja auch die Grundzahl der Blüte 3 beträgt. Man kann somit auch von einer Grundzahl des Blütenstandes sprechen, die allerdings nicht so beständig ist, wie die der Blüte. Noch auffallender gestaltet sich aber das Korrelationsverhältnis bei *Majanthemum bifolium*. Die Grundzahl der Blüte beträgt hier nicht 3, sondern 2, und die Blüte ist streng bisymmetrisch aufgebaut, nach dem Schema: P 2 + 2, A 2 + 2, G ($\underline{2}$). Wenn wir nun sowohl von der Blüte, als auch vom Blütenstand ein Diagramm zeichnen, so stimmen beide nahezu überein, indem nämlich am Blütenstand zumeist genau zehn Knoten sich befinden, also soviel, wie die Zahl der Blütenorgane in der Blüte beträgt. Allerdings kommen im Blütenstand auf je einen Knoten zumeist zwei Blüten, gegen die Spitze zu aber oft nur eine. Natürlich erleidet der Blütenstand gewisse Schwankungen, aber in vielen Fällen entspricht er doch den angegebenen Verhältnissen. Es bleibt noch zu erwähnen, daß auch die Zahl der Laubblätter gerade 2 beträgt. Zu all dem kommt noch, daß auch bei sterilen Sprossen ähnliche, mit der Blüte korrelative Zahlenverhältnisse herrschen. So finden wir z. B. bei *Ruscus* sehr oft gerade 6, 9, 12, 15, 18, 21 oder 24 Phyllokladien, sodaß also deren Zahl (n) durch 3 x angezeigt werden kann, wobei x eine ganze Zahl ist. Dies entspricht vollkommen dem trimeren Blütenbau der Pflanze. Nicht minder interessant ist es auch, daß die Zahl der Laub-

blätter z. B. bei *Paris quadrifolius*, einer Pflanze mit tetramerer Blüte, in der Regel genau 4, bei der nächstverwandten nordamerikanischen Gattung *Trillium* mit trimeren Blüten aber genau 3 beträgt. Ja bei *Paris* steht sogar die Zahl der Gefäßbündel im Stengel in entsprechendem Verhältnis.

6. Blütenbau. Sehr bemerkenswert ist die Mannigfaltigkeit und außerordentliche Variabilität der *Asparagoideen* in Bezug auf ihren Blütenbau. Im allgemeinen hat ja auch hier das ursprüngliche *Liliaceen*-Schema P 3 + 3, A 3 + 3, G (3), seine Giltigkeit. Aber sehr oft wird die Grundzahl 3 durch eine andere Grundzahl (2 bei *Majanthemum*, 4 bei *Paris quadrifolius*, aber auch bei *Aspidistra*) vertreten, so daß also das allgemein gültige Schema viel besser folgendermaßen lauten sollte: Pn + n, An + n, G (n). Die Grundzahl schwankt sogar innerhalb ein und derselben Gattung, nämlich bei *Paris*. Nebstdem kommen noch sehr häufige Abänderungen innerhalb der Art vor, zumal bei *Paris quadrifolius*, wo Blüten mit zu mindest je 5 Perigonblättern nicht selten sind. Besonders die Zahl der Perigonblätter schwankt auch bei anderen *Asparagoideen* innerhalb der Art (*Polygonatum officinale* mit je 4 Perigonblättern oder mit pentameren Blüten); auch die Staminalkreise vermehren sich teratologisch z. B. bei *Convallaria majalis*, und von *Majanthemum* sind auch vollkmomen tetramere Blüten angegeben.

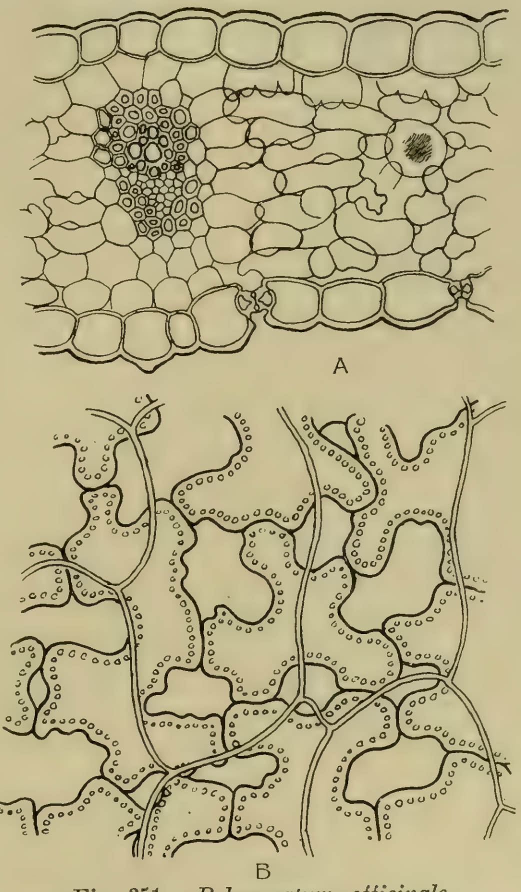


Fig. 351. *Polygonatum officinale.* A Querschnitt des Laubblattes mit einem Gefäßbündel und einer raphidenführenden Zelle, 130:1. B Flächenansicht der Epidermis der Blattunterseite und des darunter liegenden Schwammparenchyms, 320:1. (Orig. B.)

Daß auch gefüllte Blumen z. B. von *Convallaria*, aber auch von *Polygonatum officinale* bekannt sind, bedarf kaum der Erwähnung. Aber auch in der Verwachsung der einzelnen Blütenorgane mit einander ist eine auffallende Veränderlichkeit und Unbeständigkeit innerhalb ganz kleiner Gruppen und selbst Gattungen bemerkbar. *Theropogon* erinnert durch ihren ganzen Blütenstand ungemein an *Convallaria*, aber die Perigonblätter sind bei ersterer Gattung frei. Ebenso ist auch *Polygonatum* mit *Streptoptus* und mit *Majanthemum* nächst verwandt, aber die Perigonblätter sind bei ersterer Gattung wie bei *Convallaria* verschmolzen, bei letzteren frei. Teratologisch sind von *P. officinale* auch freie Perigonblätter bekannt.

Weniger wichtig ist der Unterschied zwischen äußeren und inneren Perigonblättern bei *Paris*. Sie unterscheiden sich sozusagen nur durch ihre Größe, namentlich die inneren sind etwas kleiner und auch schmäler als die äußeren. Jedoch

kommen ähnliche Unterschiede, wenn auch in noch geringerem Maße, auch bei anderen Gattungen der *Asparagoideen* vor.

Wenn wir nun noch *Asparagus* und *Ruscus* in den Kreis unserer Betrachtung ziehen, so häufen sich die Variationen noch viel mehr an. Zunächst ist zu bemerken, daß die Blüten der *Asparageen* durchwegs kleiner und weniger auffallend sind als die der drei ersten Gruppen. Die Geschlechtsorgane sind bei *Asparagus* sehr unbeständig verteilt, indem hier nebst diözischen auch triözische Pflanzen vorkommen; manche exotischen Arten bleiben aber hermaphrodit. Auch bei *Ruscus* ist die Verteilung der Geschlechter etwas unbeständig. Bei *Asparagus* sind die einzelnen Blütenorgane zumeist frei, aber bei *A. tenuifolius* verwachsen die Staubfäden mit den Perigonblättern ihrer größten Länge nach und zudem sind sie ungleich lang. *Ruscus* zählt überhaupt nur drei Staubblätter und diese sind zu einem krugförmigen Gebilde verwachsen, so daß also für diese Blüte nicht einmal das allgemeine Schema gültig ist, sondern das abweichende Schema lautet hier: P 3 + 3, A (3) + 0, G $(\underline{3})$.

Die lockere, unansehnlichere, vergänglichere Blüte von *Asparagus* ist den Standortsverhältnissen angepaßt, wo sie in der Regel viel trockenerer Luft und weniger Regen ausgesetzt ist, als die größeren und saftigen Blüten der drei ersten Gruppen. Die *Streptopus*- und *Polygonatum*-Blüte ist sogar durch das Laubwerk der eigenen Pflanze gegen zu intensive Sonnenstrahlen und zugleich gegen Regen geschützt, wogegen die von *Asparagus* den Sonnenstrahlen und dem Wind, sowie dem Regen direkt ausgesetzt ist. Allerdings haben manche Xerophyten ungemein große Blüten (es sei an *Agave* oder an *Cactus* erinnert). Es darf also die unansehnliche und vergängliche Blüte der *Asparageen* nicht als alleinige xerophile Anpassung betrachtet werden. Man weiß aber, daß die durch ihre Größe auffallenden Blüten der betreffenden Xerophyten erst dann erscheinen, wenn die Pflanze in ihren Vegetationsorganen seit Jahren und Jahrzehnten ein Speichergewebe von größten Dimensionen ausgebildet hat, aus dem eine große Menge Wasser den Blüten auch zu der Zeit rasch zuströmen kann, wenn die äußeren Verhältnisse nicht viel Feuchtigkeit bieten. Bei *Asparagus* ist dagegen ein ausgedehntes Speichergewebe nicht vorhanden und den Blüten kann jeweils nicht viel mehr Wasser zugeführt werden, als wie im Boden, im Bereich der Wurzeln, gerade zur Verfügung steht.

Bei den mitteleuropäischen Arten ist das Pistill zumeist recht einfach gestaltet; dem mehr oder weniger kugeligen, ei- oder birnförmigen Fruchtknoten schließt sich der fadenförmige oder pfriemliche, schwach dreikantige gerade Griffel an, der an seiner Spitze die einfache, gar nicht oder etwas verbreiterte, bei *Paris* vierspaltige Narbe trägt[1]). Bei *Convallaria* und *Streptopus* ist der Griffel etwa so lang wie der Fruchtknoten, bei *Polygonatum* zumeist doppelt so lang. Bei *Asparagus* und *Ruscus* ist er sehr kurz und unansehnlich.

Der Fruchtknoten ist in der trimeren Blüte ursprünglich immer dreifächerig, die Frucht wird aber bei *Ruscus* und zuweilen auch bei anderen Gattungen durch Verkümmerung ein- bis zweifächerig.

Ebenso sind auch die Staubblätter zumeist einfach gestaltet und samt dem Pistill nicht viel kürzer als das Perigon. Der zumeist schmallineale Staubfaden trägt die länglichen, gelben Antheren. Jedoch bei *Streptopus* und noch mehr bei *Paris* ist der Staubfaden über die Antheren hinaus verlängert; bei *Ruscus* sind die drei Staubblätter untereinander verwachsen.

Anatomisch erweist sich das Perigonblatt den Laubblättern ähnlich, doch viel zarter gebaut. Namentlich das von *Paris* ist selbst mit einem regelrechten, wenn auch sehr schwammigen Chlorophyllparenchym und Spaltöffnungen versehen. Die Seitenwandungen der äußeren Epidermis erinnern jedesmal an die der Laubblätter derselben Art. Die innere Epidermis weist vielfach ein- bis mehrzellige, doch meist

[1]) Sehr veränderlich dagegen ist das Pistill bei den ostasiatischen *Convallarieen*, wie *Rhodea*, *Tupistra* und *Aspidistra*.

nur einfache Papillargebilde auf. In jedem Perigonblatt, jedem Staubfaden und jedem Karpellblatt zieht sich je ein stereomloses (in Perigonblättern auch mehrere) Gefäßbündel entlang. Auch in dem Falle, wenn die Staubfäden mit der Perigonröhre verwachsen (*Polygonatum*), tritt ein Gefäßbündel schon von allem Anfang an in den Staubfaden ein (Fig. 352). Die Wandung der Antheren besteht in der Nähe des Konnektivs aus drei Zellreihen, von denen die äußere als Epidermis ausgebildet ist, die Zellen der zwei inneren Reihen dagegen die bekannte, spiralnetzförmige Verdickung aufweisen.

Die Pollenkörner sind frei, kugelig, oder einseitig plattgedrückt, ziemlich glatt, zumeist etwa 30 μ, bei *A. officinalis* nach Warnstorf 12—21 μ, bei *Polygonatum multiflorum* 31—70 μ, bei *Majanthemum* 19—50 μ, bei *Paris quadrifolius* 35—50 μ dick und breit (**102**).

Im Blüten- und Fruchtstiel finden sich 6—9 Gefäßbündel, bei *Convallaria* ohne Stereom, bei *Streptopus* mit Kollenchym, bei *Polygonatum* mit einem verholzten Stereomring.

6. Frucht und Same. Nach dem Blühen umschließt das welkende Perigon noch eine Zeit lang die junge Frucht, die bei *Convallaria*, *Majanthemum*, *Streptopus*, *Asparagus* und *Ruscus* von roter, bei *Paris* und *Polygonatum* von schwarzblauer Farbe ist. Der Same besitzt eine dünne, aber feste Samenschale und ein horniges Endosperm. Die Samenverbreitung erfolgt jedenfalls durch Vögel, welche die Beeren fressen (**154**).

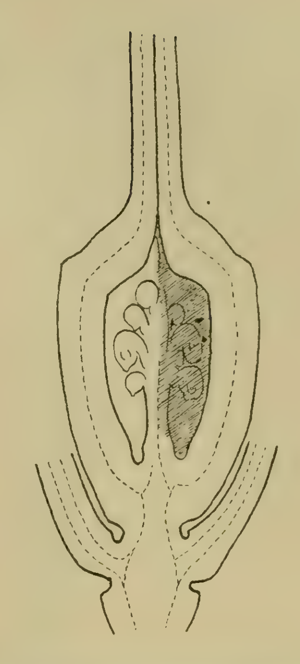


Fig 352. *Polygonatum officinale.* Längsschnitt durch den Fruchtknoten mit dem unteren Teil des Perigons; in diesen treten je 2 Gefäßbündel ein, von denen je eines einem mit dem Perigon verwachsenen Staubfaden angehört; schwach vergr. (Orig. B.)

22. Gattung. **Convallaria L.**

99. Convallaria majalis L., Maiblume, Maiglöckchen.

Die Keimpflanze bleibt im ersten Jahr ganz unterirdisch und entwickelt nach dem Keimblatt wenige, 2—3, Niederblätter; erst im nächsten Jahr wird ein oberirdisches, langgestieltes Laubblatt entwickelt, dem wieder Niederblätter folgen. (Fig. 353).

Das schief aufwärts gerichtete, monopodiale, etwas holzige, bis 5—7 mm dicke Rhizom trägt an seinem oberen Ende die scheidenartigen Niederblätter, den Blütenschaft und die zwei grundständigen Laubblätter. Das Rhizom kriecht in den obersten Bodenschichten; hier und da entspringen neue Rhizomäste (Fig. 354); diese sind anfänglich horizontal mit gestreckten, ziemlich dünnen Internodien, werden aber endlich aufsteigend und kurzgliederig; diese kurzgliederige Partie schwillt mehr oder weniger keulenförmig an und bildet einen Reservestoffbehälter, der vor allen Dingen zur Entwicklung des Blütenstandes dienen soll. Ein solcher kurzgliedriger Rhizomteil produziert jedes Jahr zuerst einige, in der Regel 3—6, scheidenförmige Blätter, die nach oben an Größe zunehmen; darauf, wenn der Sproß blühreif ist, ein langes und schmales, aber nicht scheidenförmiges Niederblatt, welches den seitenständigen Blütenstand stützt, der kein grundständiges Vorblatt besitzt; darauf folgen 2, selten 3 Laubblätter, deren oberstes mit seiner Scheide die über-

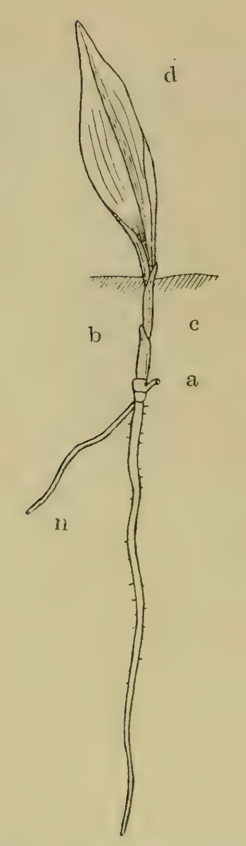


Fig. 353. *Convallaria majalis.* Keimpflanze des 2. Jahres, Ende Mai; a Stiel des Keimblattes, b und c Scheidenblätter, d Laubblatt, n Nebenwurzel, 1:1. (Nach Irmisch.)

winternde Endknospe umschließt. Bisweilen findet sich zwischen dem den Blütenstand stützenden Niederblatt und dem untersten Laubblatt noch ein scheidenförmiges Niederblatt und der Blütenstand sitzt also bei dieser Art in der Achsel des obersten oder zweitobersten Niederblattes. (154).

Die Blattstellung ist ½; aber es ist zu bemerken, daß sie sich etwas ändert, wenn ein Blütenstand entwickelt wird, indem das Blatt, welches auf das Stützblatt des Blütenstandes folgt, also in der Regel das unterste Laubblatt, meist nur um ¼ Stengelumfang von dem erwähnten Stützblatt entfernt ist; nach diesem Laubblatt ist die Blattstellung wieder zweizeilig, bis eine gleiche Drehung mit dem nächsten Blütenstand eintritt. Die Stellung der Blütenstandsnarbe und des vegetativen Seitensprosses beweist deutlich, wo eine Drehung der Blattstellungebene stattgefunden hat. Dieses Verhältnis wurde zur Stütze der Ansicht herangezogen, daß der Blütenstand endständig, die Verzweigung also sympodial wäre.

An dem aufrechten, kurzgliedrigen Rhizomteil (Fig. 355) werden in der Regel nur in den Laubblattachseln Knospen gebildet, und diese können sich entweder zu sogleich aufrecht aufsteigenden Rhizomzweigen oder zu wagerechten, langgliedrigen Ausläufern entwickeln. Letztere beginnen mit 2—4 oder manchmal mehr kurzen Stengelgliedern, worauf mehr oder weniger gestreckte folgen, und in deren Blattachseln finden sich in der Regel Knospen, die neue Ausläufer bilden können.

Vom Zuwachs eines jeden Jahres gehen mehr oder weniger Wurzeln aus, von denen wenigstens ein Teil

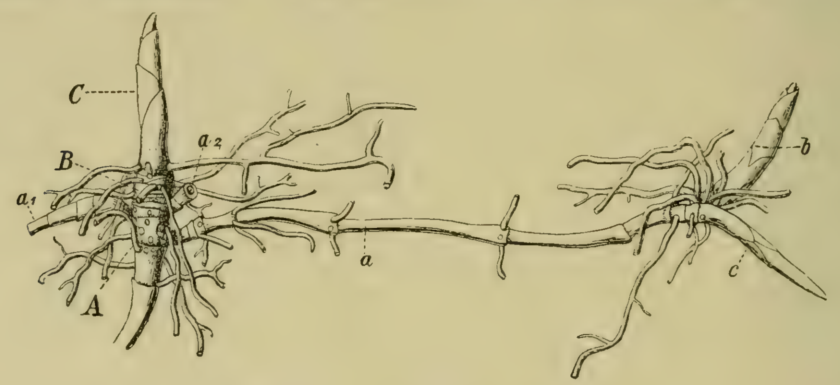


Fig 354. *Convallaria majalis.*
Die aufsteigend-aufrechte Rhizomspitze links besteht aus 3 Jahrgängen A, B, C; der jüngste C befindet sich noch im Knospenzustande, vom nächst jüngeren B entspringen 2 (abgeschnittene) Ausläufer a 1 und a 2; vom ältesten Jahrgang A geht nur 1 Seitensprosse aus, dessen Ausläuferteil a im Vorjahr gebildet worden ist und dessen Spitze sich in einen aufsteigenden Sproßteil b aufgebogen hat, an dessen Basis ein neuer Ausläufer c im Begriff ist, weiter zu wachsen, 1:1. (Nach Raunkiär.)

ungefähr wagrecht an der Grenze der Laubdecke und des lockern Bodens streicht. (154).

Durch die ineinander gefügten, sehr langen, aufrecht stehenden geschlossenen Scheiden der Laubblätter und auch der Niederblätter entsteht ein Scheinstengel (Fig. 356). Die Blattscheide geht ohne scharfe Grenze in die eiförmig-elliptische bis elliptisch-lanzettliche, spitze bis zugespitzte Blattspreite über. Letztere ist oberseits bereift und daher etwas bläulichgrün und wenig glänzend, unterseits nicht bereift, grasgrün und glänzend. Der starke Mittelnerv bildet auf der Blattunterseite einen Kiel, der sich gegen die Spitze des Blattes verliert. Die übrigen, mehr oder minder parallel verlaufenden, dem Blattrande entsprechend bogig gekrümmten Längsnerven sind verschieden stark, doch nicht erhaben. Wenn man die in einem gegenseitigen Abstand von etwa 1,5 mm stehenden dünnsten Nerven mit 4, die stärksten (außer dem Hauptnerv) mit 1, die mittelstarken entsprechenderweise mit 3 und 2 bezeichnet, so läßt sich die Reihenfolge derselben folgendermaßen veranschaulichen: 1 4 3 4 2 4 3 4 1 4 3 4 2 4 3 4 1. Die Länge der Blattspreite beträgt etwa 15 cm, die des ganzen Blattes etwa 25 cm, die Breite 6 cm. Sehr gut genährte Pflanzen weisen auch drei, noch dazu ansehnlichere Laubblätter auf; so finden sich ausnahmsweise z. B. 45 cm lange Blätter mit einer Blattspreite von 21 cm Länge und 8,5 cm Breite, mit insgesamt 125 Längsnerven. Derartige Exemplare trifft man nur auf gutem Boden an, selten im Freien, häufig in den Gärten. Auch schwächere Pflanzen mit kleineren Blättern finden sich. Das anfangs zusammengerollte Blatt (Fig. 356)

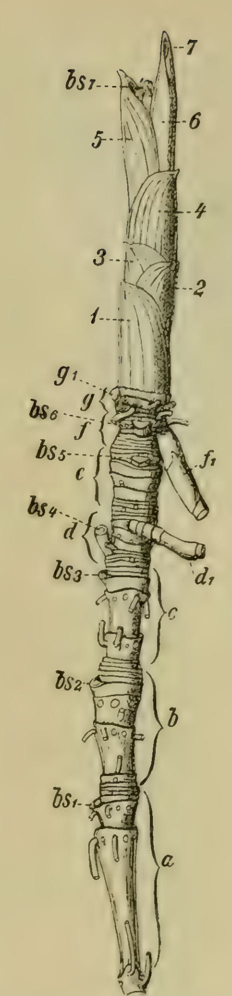


Fig. 355. *Convallaria majalis.* Ein 8 Jahre altes aufrecht-aufsteigendes Rhizomende, 1:1. In den 4 ältesten Jahrgängen ist dieselbe Blattstellung beibehalten, deshalb stehen die Blütenstandsnarben bs1—bs4 genau übereinander; oberhalb bs4 ist die Blattstellung um 90° verschoben und diese Verschiebung hat sich in den beiden folgenden Jahrgängen erhalten, deren Blütenstandsnarben bs5 und bs6 übereinander stehen; dieselbe Stellung hat der Ausläufer d1; oberhalb bs6 ist die Blattstellungsebene wieder um 90° verschoben, was man daran sieht, daß sich der Ausläufer f1 nach rechts, die Knospe g1 am vorjährigen Sproß nach links wendet; dieselbe Blattstellung herrscht im diesjährigen Jahressproß, dessen Blütenstand bs7 nach links gewendet ist; die Stellung der noch zusammengerollten Laubblätter 6 und 7 deutet darauf hin, daß die Blattstellung oberhalb bs7 abermals um 90° verschoben ist. (Nach Raunkiär.)



Fig. 356. *Convallaria majalis.* Fertile Pflanze vor dem Aufblühen, 3:4. (Orig. B.)

kommt vor der Blütezeit, in den tieferen und wärmeren Lagen Ende März und im April, zum Vorschein, zu einer Zeit, wo ihm im noch wenig belaubten Walde ein Lichtgenuß von L = $^1/_{2,2}$ — $^1/_{3,6}$ zur Verfügung steht[1]). Sie bieten durch ihre schräg aufrechte Stellung dem Lichte eine große Oberfläche dar. Ihre mattgrüne Oberseite ist mit einer dicken körnigen Wachsschicht überzogen und daher unbenetzbar; die glänzende Blattunterseite hat nur wenig Wachs und läßt sich wenigstens teilweise benetzen; indessen sammelt sich das Wasser rasch und läuft ab (**154**). Das Blatt schießt schnell und mit großer Energie heraus, so daß es mit seiner Spitze das den Boden bedeckende Waldlaub durchbohrt und emporhebt; nach seinem Absterben im Herbst bleibt es noch lange Zeit, oft über den Winter stehen. Die holzigeren Teile bleiben als braune Fasern lange erhalten. Es dauert lange, bis alljährlich ein Blütenstand hervorgebracht wird; teils vergehen in der Regel mehrere Jahre, bevor der aufrechte oder aufsteigende Rhizomteil sich dem Blühen nähert, teils treten mehr oder weniger unfruchtbare Jahre zwischen 2 fruchtbaren ein; aber jedes Jahr werden 3—6 Niederblätter und 1—3 Laubblätter entwickelt. Ab und zu finden sich verschiedene Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten; z. B. 1 Laubblatt unterhalb des Stützblattes des Blütenstandes und 1—2 oberhalb, oder 2 Laubblätter unterhalb und 1 oberhalb oder nur 2 unterhalb und keines oberhalb; außerdem kann ausnahmsweise ein akzessorischer Laubblattsproß unterhalb des Blütenstandes in der Achsel von dessen Stützblatt gebildet werden. Obgleich das jährliche Längenwachstum nicht groß ist, nähert sich die Rhizomspitze endlich der Erdoberfläche, besonders wenn die Pflanzen auf Moorgrund oder ähnlichen Stellen wachsen, wo Bedeckung und Behäufelung durch Hilfe von Regenwürmern oder auf andere Art nur sparsam stattfindet; die Endknospe stirbt dann schließlich ab und dafür wird der neue Rhizomsproß von Seitenknospen an tiefer liegenden Teilen des alten Rhizoms gebildet.

Der kahle, zarte, aufrecht stehende Blütenschaft erscheint bald, nachdem die Laubblätter sich entfaltet haben, oder zugleich mit ihnen. Er

---

[1]) M. Kästner, Lichtgenuß-Studien an einigen Waldpflanzen aus der Flora der Umgebung von Frankenberg. 1913. S. 21.

bleibt manchmal kürzer, wird aber auch zuweilen länger als die Blätter. Im Querschnitt ist er halbkreisförmig bis dreieckig mit nicht zu scharfen Kanten. In der Mitte etwa trägt er ein 2—3 cm langes, lineales, den Schaft halbumfassendes Blattgebilde, weiter oben die lockere Blütentraube; die Blüten sind nicht genau in einer $^1/_3$-Spirale verteilt und neigen etwas einer Seite zu, indem schon der Blütenschaft nach seiner breiteren Seite hin etwas gebeugt ist und die 10—18 mm langen, lichtgrünen Blütenstiele bogig gekrümmt sind. Die lineal-lanzettlichen häutigen dreinervigen Brakteen erreichen nahezu die Länge der Blütenstiele und hüllen die Blütenknospen anfangs ganz ein (Fig. 356). Zur Zeit der Blattentfaltung und der Blüte kam nach den Beobachtungen von Kästner (a. a. O.) den Pflanzen in dem nun dichter belaubten Walde nur noch eine Lichtintensität von $L = {}^1/_{9,5} - {}^1/_{43,8}$ zu, die sich später (im Juni) auf $L = {}^1/_{22,3}$ bis $^1/_{43,8}$ verringerte und Mitte August $L = {}^1/_{35}$ betrug.

Die Blütenknospe ist anfangs nach aufwärts gerichtet (Fig. 356 u. 357 A), länglich und grasgrün, erweitert sich aber bald etwas und nimmt kurz vor dem Aufblühen eine schneeweiße Farbe an, zugleich streckt sich auch der Blütenstiel und dreht sich zwischen Deckblatt und Blütenstandachse zur Seite, und die 7—8 mm lange Blüte neigt sich infolge ihrer eigenen Schwere nach abwärts und wird frei gestellt.

In der jungen, noch grünen Blütenknospe wird der Innenraum fast ganz durch die Geschlechtsorgane eingenommen (Fig. 357 A), die zur Zeit untereinander ziemlich gleich lang sind. Die im Knospenzustand teilweise aufeinander liegenden Perigonzipfel sind zum Teil mit ihren Endspitzen etwas nach innen gebogen und berühren damit die Narbe; beide Teile, Endspitzen der Perigonzipfel und Narbe, sind mit weiß schimmernden Papillen besetzt. Während des Aufblühens nehmen die anfangs noch kleinen Perigonzipfel an Umfang zu und biegen sich sacht nach auswärts um, zugleich wächst die durch das Perigon gebildete Glocke noch mehr in die Breite. Die Blüte ist nunmehr breit glockenförmig; ihre Größe wechselt von 6—11 mm im Durchmesser. Da der Fruchtknoten und die Staubblätter schon in der geschlossenen Blüte ihre endgültige Größe erreicht haben, so entsteht nun in der Blütenglocke ein weiter Raum, der nach der Blütenöffnung noch zunimmt, weil die Antheren früh ausreifen und dem Verwelken entgegengehen (Fig. 357 B—E). Höchstens der Griffel streckt sich nachträglich noch etwas. Deshalb findet man in den Blütenknospen Antheren und Pistill ziemlich gleich lang, ja das Pistill wird sogar von den Antheren überragt (Fig. 357 A u. B). Später jedoch, wenn sich das Pistill auch nur unmerklich gestreckt hat, kommen die Staubbeutel viel tiefer zu stehen als die Narbe, weil die Staubbeutel entleert und zusammengeschrumpft sind. Der Fruchtknoten ist kugel- bis schwach birnförmig, der Griffel in der hängenden Blüte gerade nach abwärts gerichtet, schwach dreikantig, die Narbe kurz. Die Staubfäden sind am Grunde der Perigonröhre eingefügt, kurz pfriemlich, und neigen sich dem Pistill zu, so daß die länglichen gelben Antheren dem Fruchtknoten und auch etwas dem unteren Teil des Griffels teilweise anliegen.

Die durch ihre reinweiße Farbe, ihre zierliche Form und ihren außerordentlichen Wohlgeruch allbeliebten Blütentrauben sind leicht zu erspähen. Die Geschlechtsorgane sind durch die Blütenhülle gegen Regen ausgezeichnet geschützt, aber Insekten leicht zugänglich. Die Blüte ist nach einigen Beobachtern (**142**,**154**, Hegi) schwach protandrisch, nach anderen (**169**, Kirchner, schriftl. Mitt.) schwach protogynisch. Tatsache ist, daß die Narbenpapillen schon in der noch kaum geöffneten Blüte ausgebildet sind und noch Tage lang frisch bleiben, wogegen die Antheren erst nach dem Aufblühen Pollenkörner ausstreuen und viel rascher verwelken, als die langlebige Narbe, die nach Raunkiär (**154**) erst nach dem Aufspringen der Antheren durch Ausbildung von Schleimwärzchen auf den Narbenpapillen klebrig und belegungsfähig wird. Der Pollen fällt aus den mit Längsrissen aufspringenden Antheren herab: schon bei sehr geringem Wind kommt die Blüte in Bewegung und es fallen zahlreiche

Pollenkörner auf die Innenwand der Perigonglocke, sowie auch auf das Pistill, doch gerade auf die nach abwärts gewendete Narbe nicht. Man findet 2—3 Tage alte Blüten im Innern ganz mit Pollenkörnern besät, da diese an den rauhen Wandungen des Perigons und des Pistills haften bleiben. Selbstbestäubung kann somit fast gar nicht

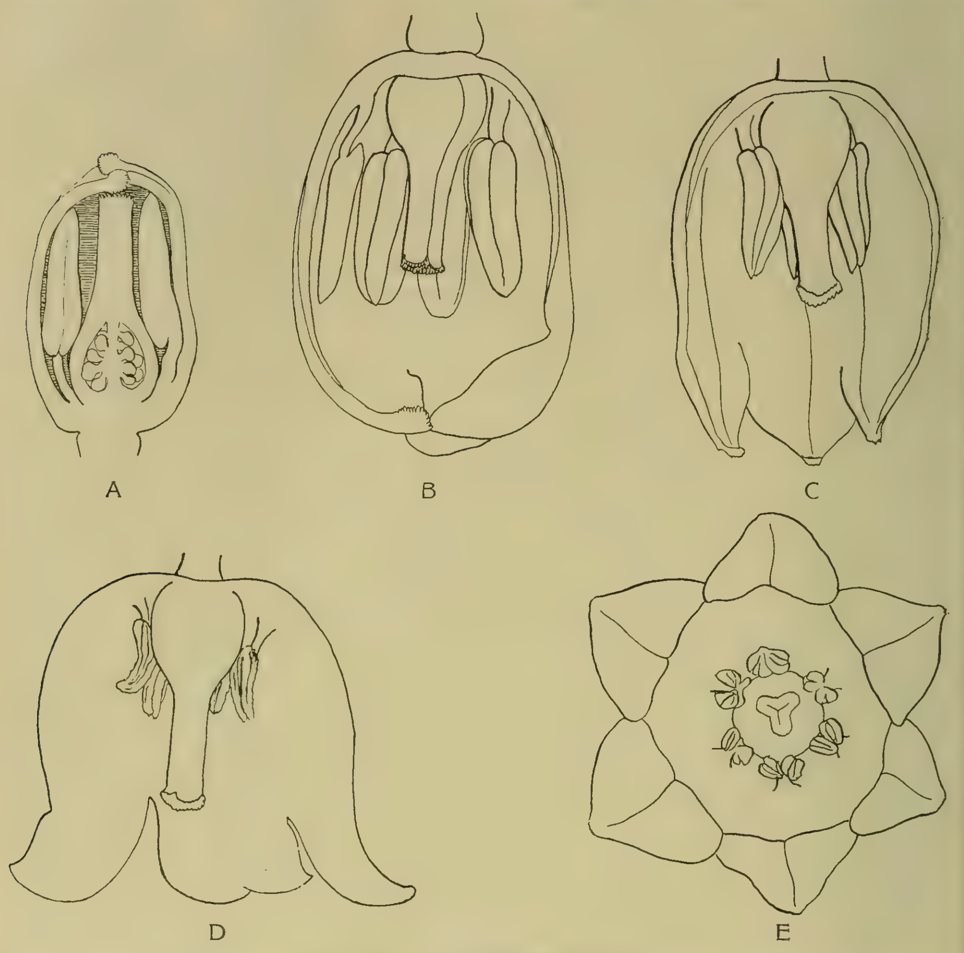


Fig. 357. *Convallaria majalis.*
A Junge, noch grüne Blütenknospe im Längsschnitt, 7:1. B Längsschnitt durch eine etwas ältere, weiß gefärbte Blütenknospe; die noch nicht geöffneten Antheren überragen ein wenig das Pistill, 7:1. C Frisch geöffnete Blüte im Längsschnitt; die Antheren springen auf und schrumpfen etwas zusammen, 7:1. D Ältere Blüte; die Perigonzipfel nach außen gebogen, die Antheren entleert und zusammengeschrumpft, $6^1/_2$:1. E Geöffnete Blüte von vorn gesehen, mit teilweise entleerten Antheren, $6^1/_2$:1. (Orig. B.)

erfolgen. Aber Insekten, die die Blüte besuchen, stoßen sicherlich zuerst an die Narbe und nehmen bei weiterem Eindringen in die Blüte von allen Seiten Pollenkörner mit sich. Auch Windbestäubung ist sehr wahrscheinlich, indem der aus den oberen Blüten des Blütenstandes herausfallende Pollen durch den Wind den unteren Blüten — in denen die Narbe mehrere Tage lang frisch bleibt — leicht zugeweht werden kann. Besondere Nektarien konnten nicht festgestellt werden. Der Grund der Perigonröhre an der Einfügung der Staubfäden weist manchmal purpurviolette

Flecken auf, die als Saftmale gedeutet werden. Auch bei rein weiß erscheinenden Blüten findet man an der Basis der Staubfäden einige rot gefärbte Epidermiszellen. Als Besucher der Blüten wurden Honigbienen beobachtet. (**73**, **142**, **95**, **169**, **154**).

Die Frucht ist eine kugelige rote Beere mit 2—6 fast kugeligen Samen. Wie von allen häufig kultivierten Pflanzen, so sind auch von der Maiblume verschiedene Formen bekannt, die aber wenig systematischen Wert haben und hauptsächlich nur als Kulturformen und teratologische Abweichungen gelten dürfen. „Variat floribus plenis (Mordan Delauney, Herb. 3, t. 6), purpureis (Delauney, t. 5), majoribus (*Convallaria majalis* var. *grandiflora* Hoffmansegg, Verzeichnis 2. Nachtrag 95), foliis variegatis, pedunculis basi longe bracteatis (*Convallaria Mappii* Gmel. Bad. 2, 53. Poir. Encyl. Supl. 4, 29), statura minore (*Conv. majalis* var. *minor* Reichenbach, Germ. 296)". (Nach Kunth, Enum. Plant. V. 131). Die Abweichungen mit gefüllten und die mit rot gefärbten Blüten sind vornehmlich Kulturformen; im Freien findet man an verschiedenen Orten bald verzwergte, bald besonders große Exemplare, wie schon oben bemerkt, auch mit drei Laubblättern, ferner auch mit verzweigten Blütenstielen, also mit einer zusammengesetzten Infloreszenz. In der Synopsis von Ascherson und Graebner (S. 314) sind zudem die var. *picta* Wilczek (Perigon innen an der Einfügung der Staubblätter mit je einem purpurnen Fleck) und die Form *basiantha* (mit einer einzelnen, langgestielten Blüte am Grunde des Blütenstandes) erwähnt.

23. Gattung. **Paris L.**

100. Paris quadrifolius L. Einbeere.

Das walzliche, monopodiale, bis 7 mm dicke, hellbraune, etwas harte, an den jüngsten Partieen weißliche Rhizom liegt zumeist horizontal unter der Laubdecke des Waldes. An einem Rhizomsproß finden sich 2—4 Internodien; an den Knoten sitzen geschlossene, etwas derbe Scheidenblätter, die nach ihrem Absterben kreisrunde, dunkler braune Narben zurücklassen. (Fig. 358 A und B). Die Internodien sind in der Regel 1—4 cm lang und 2—5 mm dick, werden aber etwas dicker gegen die Blattansätze, namentlich gegen diejenigen, von denen Seitensprosse ausgehen. In der Regel bringt das Rhizom in jeder Wachstumsperiode 3 schnell vergängliche Niederblätter und 3 entsprechende gestreckte Stengelglieder hervor, worauf es sein Wachstum mit einer überwinternden Endknospe abschließt. In jeder von den 3 Blattachseln erscheint in derselben Wachstumsperiode eine Knospe, in deren vorderster mit 2teiligem Vorblatt am Grunde man wenigstens angelegte Laub- und Blütenblätter sieht; die 2 hinteren Blattknospen kommen indessen niemals über ihre erste Anlage hinaus, sondern gehen bald zugrunde; die Knospe in der dritten Blattachsel bleibt dagegen frisch und wächst im nächsten Frühjahr zu einem aufrechten Luftsproß aus; dieser trägt am Grunde ein 2teiliges Vorblatt, worauf ein sehr langes Stengelglied mit in der Regel 4 wirtelständigen Laubblättern folgt, und der Sproß schließt dann mit einer endständigen, gestielten, 4zähligen Blüte ab. Recht oft findet man 3, 5 oder 6 Laubblätter, mit oder ohne Zahlabweichungen in der Blüte; 5 Laubblätter im Quirl entsprechen indessen oft einer 5-Zahl in der Blüte, sowohl in den Perigon-, wie in den Staubblattkreisen. Zu gleicher Zeit, wenn der Seitensproß im Frühjahr anfängt auszutreiben, beginnt die Endknospe des Rhizomes die 3 nächsten Stengelglieder zu entwickeln, welche den Zuwachs dieses Jahres ausmachen. Bisweilen werden in jeder Wachstumsperiode nur 2, bisweilen 4 Internodien hervorgebracht, aber konstant ist, daß nur in der Blattachsel des letzten Stengelgliedes die Knospe steht, die im folgenden Jahr einen blühenden Seitenschoß hervorbringt. Die Tatsache, daß jedes Jahr nur ein Blütensproß entwickelt wird, in Verbindung mit der Beobachtung, daß jedes Rhizom-

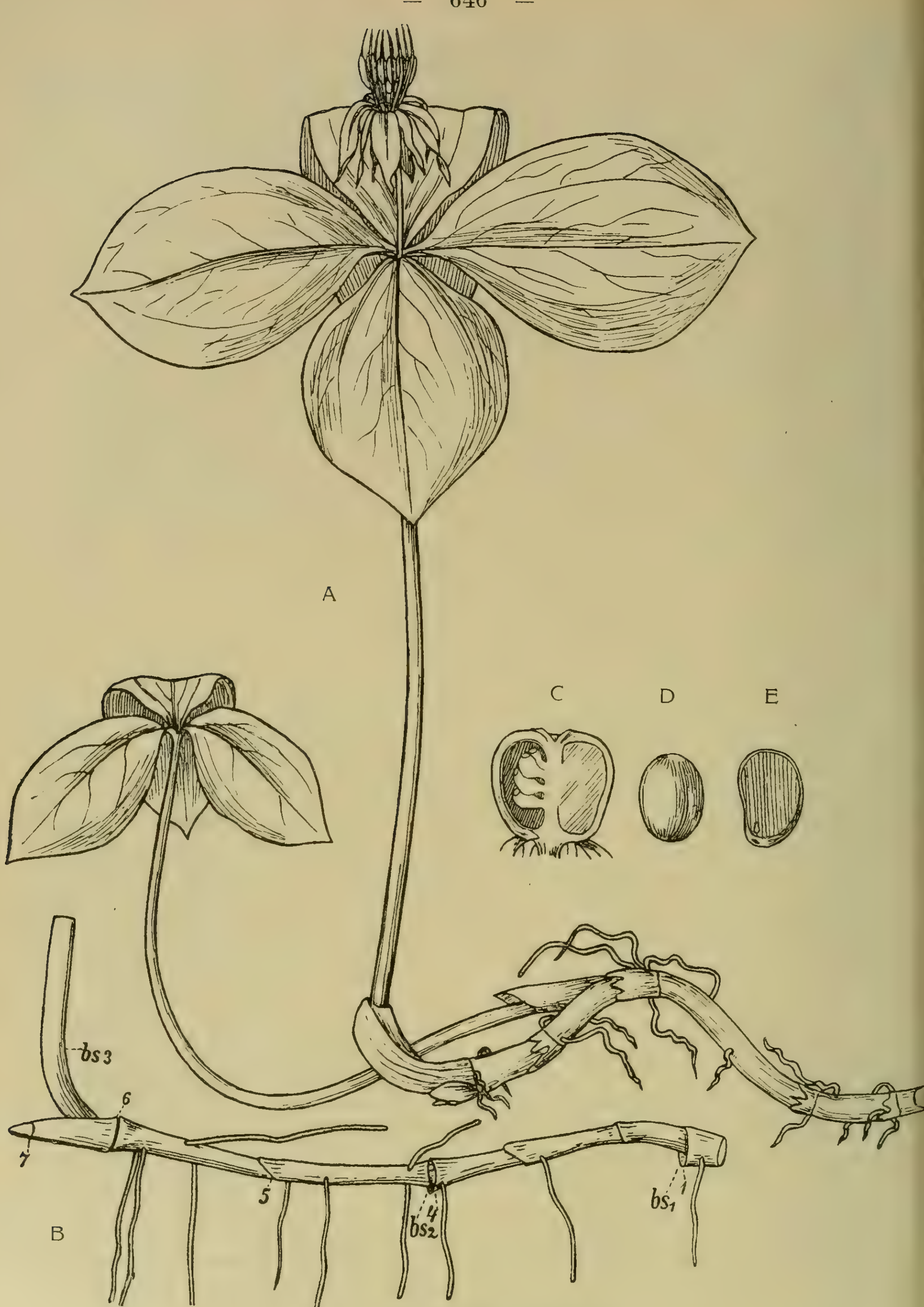


Fig. 358. *Paris quadrifolius.*
A Habitusbild, 1 : 1. B Vorderer Teil eines blühbaren Rhizomes; bs 3 Basis des diesjährigen Blütensprosses, bs 2 und bs 1 Narben der Blütensprosse der beiden vorhergehenden Jahre, 1—7 Ansatzstellen der Niederblätter, 1 : 1. C Fruchtknoten im Längsschnitt, schwach vergr. D Same, E derselbe im Längsschnitt, vergr. (B nach Raunkiär, das übrige nach Reichenbach.)

blatt eine Knospe stützt, in der man eine Blüte angelegt findet, hat zu der unrichtigen Auffassung Veranlassung gegegen, daß diese Blütenknospen eben so viele Jahrgänge repräsentieren als Knospen vorhanden sind, also in der Regel 3, und daß die Blüten 3 Jahre vor ihrer Entfaltung angelegt würden.

Die Rhizomblätter stehen nach der ¼-Spirale, die bald links bald rechts gewendet ist. Da jedes Rhizomblatt eine Blütenknospe stützt, sollte man glauben, daß eine Verzweigung des Rhizomes ausgeschlossen wäre, und doch trifft man nicht sehr selten verzweigte Rhizome an, wenn man eine größere Anzahl Individuen untersucht; die Seitenzweige gehen von dem etwas angeschwollenen Basalteil des fehlschlagenden Blütensprosses aus.

Vom Rhizom gehen ohne Ordnung mehr oder weniger zahlreiche, ziemlich kurze, unverzweigte oder nur wenig verzweigte Wurzeln nach allen Richtungen aus, doch gehen gewiß in der Regel über die Hälfte mehr oder weniger abwärts, liegen tiefer als das Rhizom; bei den durch wechselndes Frieren und Auftauen oder Trockenheit und Feuchtigkeit verursachten Bewegungen in der Erdoberfläche lösen sich die abwärts gehenden Wurzeln gewiß im allgemeinen leichter von der lockeren Erde als die aufwärts gehenden Wurzeln sich von der oberen, aus weniger zersetzten Pflanzenresten gebildeten Lage lösen; deshalb bleibt das Rhizom meistens in der obersten Bodenschicht verankert an der Oberfläche, und wird nicht, wie die in tieferen Schichten verankerten Rhizome vieler andern Arten durch die anhäufende Wirksamkeit der Regenwürmer beständig tiefer und tiefer vergraben. Doch gibt es in dieser Hinsicht Unterschiede an verschiedenen Lokalitäten, weshalb man auch bisweilen *Paris*-Rhizome recht tief im Boden kann liegen finden. Das Rhizom ist langlebig, wenigstens kann man bis zu 10 Jahrgängen in lebender Verbindung zu derselben Zeit finden. (154). Die jüngeren Wurzeln sind auf lange Strecken hin (über 10 cm weit) mit bräunlichen, fast 1 mm langen Wurzelhaaren dicht besetzt, namentlich dann, wenn sie mit lockerem Waldhumus in Berührung kommen, wie dies nicht selten der Fall ist. In der Achsel des jüngsten Scheidenblattes entspringt der oberirdische Stengel, der am Grunde noch ein zweiteiliges zartes Niederblatt aufweist. Der einfache, walzliche, unten weißliche, weiter oben rot angelaufene, sonst bis zur Spitze grasgrüne, kahle, zumeist kerzengerade aufrecht stehende, zuweilen etwas gewundene, schwach geriefte Stengel wird bis 5 mm dick und (samt dem Blütenstiel) 15—45 (zumeist 25—30) cm lang.

Die jungen, noch nicht blühfähigen Individuen weichen in mehreren Punkten von den älteren ab; auf das Keimblatt, welches laubblattähnlich ist mit wohlentwickelter grüner Blattspreite, folgen 2—3 scheidenförmige Niederblätter, hierauf im 2. Jahr ein Laubblatt, dessen Scheide die Endknospe einschließt; in dieser Weise fährt die Pflanze im allgemeinen mehrere Jahre fort, indem sie in jeder Vegetationsperiode 2—3 scheidenförmige Niederblätter und ein Laubblatt, aber keinen Seitensproß entwickelt; sobald dagegen ein Seitensproß produziert wird, sei es nun, daß dieser nur Laubblätter oder zugleich eine Blüte hervorbringt, trägt das Rhizom nur Niederblätter; aber nachdem das Rhizom begonnen hat, Seitensprosse zu erzeugen, können gut ein oder mehrere Jahrgänge kommen ohne Seitensproß, und solange dies andauert, bringt das Rhizom wieder 1 Laubblatt und vorher 2—3 Niederblätter hervor. In einzelnen Fällen fand I r m i s c h, daß eine junge, aus Samen aufgegangene Pflanze bereits im 2. oder 3. Jahr einen Seitensproß hervorbrachte. Von der ¼-Blattstellung machen die Keimpflanzen eine Ausnahme, indem bei diesen die Blattstellung im 1. Jahr ½ ist, die Blätter also zweizeilig stehen; der Übergang zur ¼-Spirale scheint in der Regel mit dem Laubblatt des 2. Jahres einzutreten, welches nur ¼ Stengelumfang von dem vorausgehenden Blatt entfernt ist, und in der Folge sind die Blätter stets in ¼-Spirale geordnet. (154).

Wenn man den Stengel von *Paris quadrifolius* mit dem von *Polygonatum multiflorum* vergleicht, so findet man, daß ersterer verhältnismäßig sehr dick ist.

Der von *Polygonatum multiflorum* ist etwas dünner, aber dabei mehr als noch einmal so lang (55 cm) und hat zudem eine viel größere Last zu tragen, mindestens etwa 12 Laubblätter und etwa 6—10 Beeren, wogegen *Paris* nur 4 Laubblätter und eine einzige Beere trägt. Der Unterschied erklärt sich ökologisch dadurch, daß der Stengel von *Polygonatum multiflorum* einen Stereomring besitzt und infolgedessen auch bei verhältnismäßig geringerem Durchmesser eine bedeutend größere Last zu tragen imstande ist, dazu auch noch bis zur späten Fruchtreife, bis in den Herbst ausharren kann. Dagegen erhält der Stengel von *Paris* nur durch Turgorspannung mechanische Festigkeit und welkt verhältnismäßig zeitig, oft schon im Sommer (in wärmeren Gegenden) ab, zu welcher Zeit die Beere schon ausgereift ist. Trocknen die oberen Bodenschichten ab, so welkt die ganze Pflanze rasch dahin.

Unterhalb des Blütenstiels sitzen in einem Wirtel die 4 elliptischen bis verkehrteiförmigen, etwas zugespitzten, grasgrünen, kahlen, auch unterwärts nicht bereiften aber glänzenden, 8—10 cm langen und 5—5,5 cm breiten Laubblätter. Die Nerven springen auf der unteren Blattseite ziemlich kräftig hervor, auf der oberen Blattseite sind sie vertieft. Es treten aus dem Stengel drei starke Nerven in das Blatt ein, die sich die ganze Blattspreite entlang ziehen und sich stark verzweigen. Die horizontal ausgebreiteten, einander seitlich berührenden breiten Blätter sind benetzbar und dem diffusen Licht des Buchenwaldes ausgezeichnet angepaßt, indem sie das von oben hereinfallende Licht mit ihrer ganzen Oberfläche auffangen. Sie ertragen innerhalb ihrer Vegetationsperiode eine starke Erniedrigung des Lichtgenusses, wie sie durch die fortschreitende Belaubung des Waldes herbeigeführt wird. Nach Kästner[1]) kommt der Pflanze während ihrer Blatt- und Blütenentfaltung Ende April bis Mitte Mai ein Lichtgenuß von $L = {}^1/_{4,2} - {}^1/_{10,4}$ zu, während der Blüte ein solcher von $L = {}^1/_{10,3} - {}^1/_{25}$, und bei der Fruchtentwicklung im Juni bis Mitte Juli $L = {}^1/_{32,2} - {}^1/_{263}$. Die unterwärts hervorspringenden Blattnerven halten die ganze Blattfläche gut ausgespannt, solange der Turgordruck ein genügender ist. Bei trockenem Luftzug welken sie dagegen rasch ab, was aber bei dem natürlichen Standorte der Pflanze vor der Zeit der Fruchtreife am wenigsten zu befürchten ist. Der ganze Aufbau der Pflanze, mit dem geraden, dem Licht entgegenstrebenden Stengel, den vier horizontal ausgebreiteten Blättern und der einzigen Blüte an der Spitze, die sämtlich so angeordnet sind, daß sie den Stengel nicht einseitig beschweren, sondern ihre Last gleichmäßig verteilt wird, bietet ein schönes Beispiel mechanischer Gesetzmäßigkeit im morphologischen Aufbau der Pflanze.



Fig. 359. *Paris quadrifolius.* Ältere Blüte im zwitterigen Zustand, 1:1. (Orig. O. K.)

Die endständige Blüte (Fig. 358 A, 359) ruht auf einem geraden, die direkte Fortsetzung des Stengels bildenden Stiel, der ebenso walzlich, kahl, krautig, zart und grasgrün ist wie der Stengel, aber etwas dünner, 1,5—3 mm dick, und 20—50 mm lang wird. Die 8 schmalen freien Perigonblätter stehen in der Regel sternförmig ausgebreitet. Die 4 äußeren sind schmal lanzettlich, 2—3 cm lang und 4—6 mm breit, grün, die 4 inneren etwas kleiner und namentlich bedeutend schmäler (1 mm breit) und gelblicher. Die acht Staubblätter sind ähnlich schmal und fast so flach, wie die inneren Perigonblätter und nahezu so lang, mit Ausnahme der schmalen gelblichen Antheren ebenfalls grünlich, am Grunde auch violett gefleckt, und auch frei, zumeist auseinanderstehend, schräg nach aufwärts gerichtet. Die schmale Gestalt der Staubblätter kommt dadurch zustande, daß das Konnektiv über die schmalen länglichen Antheren hinaus stark verlängert ist, so daß die Antheren etwa die Mitte der

[1]) Vgl. Anm. auf S. 642.

Staubfäden einnehmen. In der Mitte der Blüte sitzt das dunkelpurpurne bis stahlblaue Pistill mit dem kugeligen bis abgerundet vierkantigen, glänzenden, ansehnlichen Fruchtknoten, dem etwa 1 mm langen Griffel und der vierteiligen, bis 4 mm langen, dick fädlichen Narbe.

Die Blüte fällt durch ihren dunkelviolett-stahlblauen, glänzenden Fruchtknoten und durch die schmalen, gespreizten Staubblätter und Perigonblätter auf und erinnert an eine mit halbgespreizten Füßen ruhig dasitzende Spinne. Die Stellung sämtlicher Blütenorgane ist — mit Ausnahme des Pistills — veränderlich, indem die Perigonblätter manchmal schlaff nach abwärts sich neigen, manchmal aber schräg aufwärts gerichtet sind. In letzterem Falle neigen die Staubblätter und auch die vier inneren Perigonblätter zusammen, so daß sie über dem Pistill gewissermaßen ein allerdings luftiges Schutzdach bilden. Die verschiedene Stellung hängt sicherlich von Turgorverhältnissen und demgemäß von äußeren physiologischen Verhältnissen ab. Wenn bei feuchter, regnerischer Witterung die übrigen Blütenorgane über dem Pistill sich zusammenreihen, so ist dieses vor Benetzung wohl besser geschützt, als sonst. Zu gleicher Zeit ist auch Bestäubung durch Insektenbesuch wohl erschwert.

Paris gilt als ausgeprägt protogyne Pollenblume, ohne Nektar und ohne angenehmen Geruch; sie ist wohl als ,,Insekten-Täuschblume" aufzufassen, da sie in ihrem ersten, weiblichen Zustand keinerlei Genußmittel darbietet [1]). Als Blütenbesucher wurden — sehr wenig — von H. Müller Mücken und Fliegen, von Kirchner eine Motte beobachtet. Kerner nahm an, daß durch das Anlegen der Antheren an die Narbe auch Selbstbestäubung erfolgt. In Anbetracht des leicht fliegenden Pollens und der frei dastehenden, ansehnlichen Narbe ist Windbestäubung sehr wahrscheinlich, besonders bei geselligem Vorkommen. (**142**, **143**, **95**, **97**). Der gegen Regen nicht geschützte Pollen ist gegen Nässe widerstandsfähig (**114**).

Bei abgeblühten, befruchteten Exemplaren fällt der obere Teil der Staubblätter mit den ganzen oder halben Antheren ab und der untere, etwas steifer gewordene Teil, sowie auch die Hüllblätter, bleiben lange stehen. Ebenso bleiben die Narben auch lange erhalten, schrumpfen aber zusammen und vertrocknen. Die Beere (Fig. 358 C) ist 9—12 mm dick und 6—9 mm hoch, abgerundet-vierkantig, dunkelblau-glänzend, schwach bereift. Das wenige Fleisch ist dunkel kirschrot, im reifen Zustand saftig zerfließend. In allen vier Fächern der Beere sind zwei Reihen Samen, zu je 1—4 in jeder Reihe; der Same (Fig. 358 D, E) ist eiförmig, mit 2—4 abgerundeten Kanten, 3—3,5 mm lang und 2—2,5 mm breit, eigentlich weißlich, oft dunkelpurpurn gefleckt, durch das anhaftende und antrocknende Fleisch aber zumeist dunkel gefärbt.

Nicht selten finden sich Exemplare mit 5 Laubblättern und solche Pflanzen haben zuweilen, aber nicht immer, auch fünf äußere Perigonblätter. Völlig pentamere Blüten sind bedeutend seltener. Es gibt auch Blüten, die 5 äußere, aber nur 4 innere Perigonblätter und zweimal 4 Staubblätter aufweisen, aber von den 4 Narbenästen ist der eine gabelig geteilt und in dem einen von den 4 Fächern des Fruchtknotens stehen die Samenanlagen dreireihig.

Die Blütezeit ist im Mai, vielfach auch später, in höheren Regionen im Juli. Die Fruchtreife geht ebenso wie bei *Streptopus* sehr rasch von statten, was infolge des zarten, fast gänzlich unverholzten inneren Baus der ganzen Pflanze auch nötig ist. Nach vollendeter Fruchtreife sterben die Laubblätter rasch vergilbend ab und auch der Stengel knickt leicht um. Völlig reife Beeren findet man in tieferen Regionen schon mitten im Sommer.

---

[1]) Vgl. auch O. Kirchner, Blumen und Insekten. Leipzig u. Berlin, 1911. S. 225.

24. Gattung. **Majanthemum Web.**

101. Majanthemum bifolium L. Schattenblume.

Wie bei *Convallaria* ist die Hauptachse senkrecht oder aufsteigend und ziemlich kurzgliedrig. Bis die Pflanze blühfähig wird, was mehrere Jahre dauert, ist die Hauptachse, wie auch die erscheinenden Seitenzweige, monopodial, und bringt

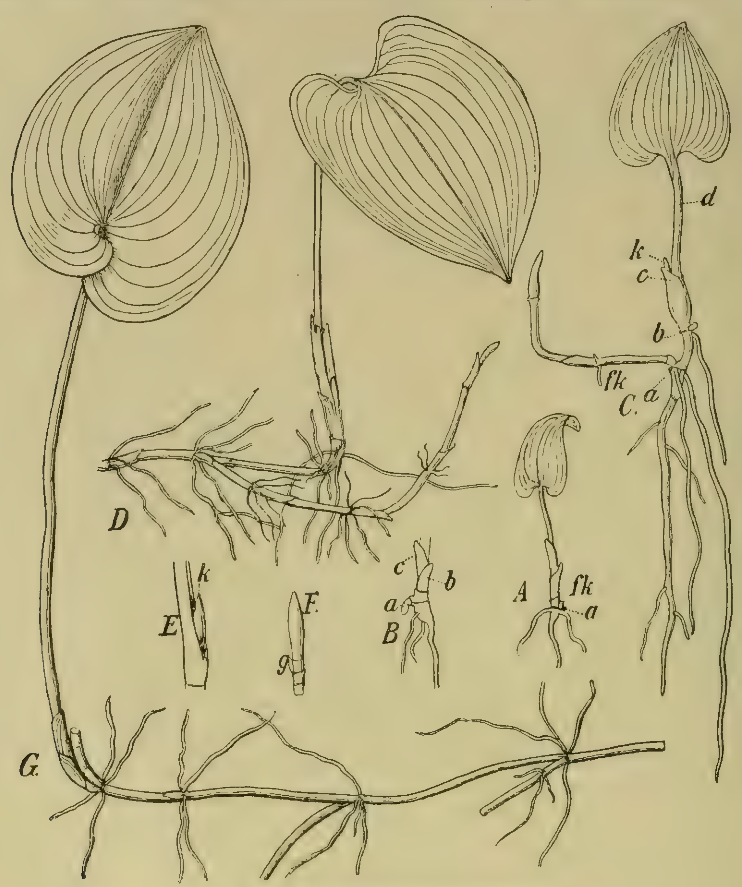


Fig. 360. *Majanthemum bifolium.*
A Keimpflanze im Frühling des 2. Jahres, 3:2; a Narbe des Kotyledons, fk Knospe in dessen Achsel; auf den Kotyledon folgen 2 Niederblätter, dann 1 Laubblatt. B Basis einer ungefähr im gleichen Entwicklungszustand befindlichen Keimpflanze, 2:1; a Kotyledon, b und c die darauf folgenden Niederblätter. C Kräftigere Keimpflanze im 2. Jahr, 3:2; die Knospe in der Achsel des Kotyledons a hat einen Ausläufer fk erzeugt, in der Achsel des Niederblattes c sieht man eine Knospe k. D Ältere, aber noch nicht blühbare Pflanze im August, 3:4. E deren Laubblattscheide, welche die endständige Verjüngungsknospe k umschließt. F ihre Endknospe, Laubblatt entfernt, sodaß die Knospe in seiner Achsel g sichtbar wird. G Ältere Pflanze im Juni, die im Vorjahr geblüht hat und sich jetzt durch einen nicht blühenden Seitensproß verjüngt, 1:1. (Nach Raunkiär.)

jedes Jahr 2—4 scheidenförmige Niederblätter und 1 Laubblatt hervor (Fig. 360). Die Laubblätter stützen in der Regel Knospen, die entweder sich nicht entwickeln oder zu Wandersprossen, Ausläufern, auswachsen. Diese, welche wagrecht wachsen,

bringen zuerst eine verschiedene Anzahl von gestreckten Internodien mit scheidenförmigen, zweireihigen Niederblättern hervor und biegen sich dann aufwärts in eine aufsteigende, überwinternde Knospe, die im nächsten Jahr 2—3 Niederblätter an kurzen Internodien und 1 Laubblatt entwickelt, dessen Grund die Endknospe umschließt. Diese kurzgliedrige Ausläuferspitze verhält sich im ganzen so wie die Hauptachse; bis der Sproß blühfähig wird, was mehrere Jahre dauern kann, oft aber schon im 3. Jahr eintritt, bringt er monopodial jährlich 2—3 Niederblätter und 1 Laubblatt hervor. Unter günstigen Umständen schließt die Endknospe zuletzt ihr Wachstum mit Hervorbringung eines Blütenstandes ab. Im Blühjahr streckt sich der Stengel über die Niederblätter hinaus und trägt 2, seltener 1 oder 3, Laubblätter und endet dann mit einem Blütenstand. In der Achsel des obersten Niederblattes sitzt die Verjüngungsknospe, die mit einem transversal gestellten Vorblatt beginnt, darauf folgt noch ein Paar Niederblätter, dann im nächsten Jahr Laubblätter und Blütenstand, wofern der Sproß überhaupt so zeitig zum Blühen kommt; in der Regel geschieht dies jedoch nicht vor Verlauf mehrerer Jahre, und bis zu der Zeit bringt der Sproß jedes Jahr monopodial 2—4 Niederblätter und 1 Laubblatt hervor. Wenn so der Sproß endlich blüht, erscheint wie im ersten Falle ein Verjüngungssproß in der Achsel des obersten Niederblattes; aber es sei bemerkt, daß die Entwicklung in der Regel nicht so weit anhält, indem der vorderste kurzgliederige, aufsteigende Teil des Ausläufers ziemlich rasch zugrunde geht; in den meisten Fällen verwelkt er schon nach dem ersten Blühen, und in diesen Fällen findet also eine Verjüngung an dem aufrecht aufsteigenden Teil gar nicht statt.

Der gestreckte Ausläuferteil wird von einer verschiedenen Zahl von Stengelgliedern gebildet, in der Regel 6—11, die 1—3 mm dick und 1½—3 cm lang werden. Von den Blattbasen geht ein Kranz von wenigen und nicht besonders langen Nebenwurzeln aus, die sich nach allen Seiten, auch nach oben, wenden. Die Niederblätter stützen Knospen, von denen eine oder mehrere im nächsten Jahr, dem Jahr nach der Bildung der Ausläufer, zu neuen Ausläufern auswachsen. Oft entwickelt sich nur eine Knospe, und zwar stets eine von den vordersten, die am Grunde des letzten oder vorletzten gestreckten Internodiums saß; wenn sich mehrere Ausläufer entwickeln, ist der vorderste am kräftigsten und wächst ungefähr in derselben Richtung wie die Mutterachse fort, während die andern Seitensprosse mehr schräg nach der Seite wachsen. Auf diese Art breitet sich die Pflanze recht schnell aus. Da der vorderste und kräftigste Seitensproß die Wachstumsrichtung der Mutterachse fortsetzt, und da der einzelne Rhizomteil des Sprosses lange lebt, kann man sehr lange, von einer großen Zahl von Jahrgängen gebildete Sproßketten finden; es wurden solche beobachtet, die über 1 m lang und aus 10 Generationen von Ausläufern zusammengesetzt waren, und sie können sicher noch länger werden und aus noch mehr Generationen bestehen.

M. bifolium wächst als eine ausgeprägte Moorpflanze des Wald- und Heidebodens auf Standorten, wo ihre Rhizome der Behäufelung durch die Tätigkeit der Regenwürmer nicht ausgesetzt sind und eine anderweitige Bedeckung nur in geringem Maße stattfindet. Deshalb liegen die wagrechten Grundachsen verhältnismäßig hoch, in der Regel in einer Tiefe von 2—6 cm, oft noch höher. An alten und langen Sproßketten liegt der hintere Teil nur ca. 1 cm tiefer als der vordere, sodaß also auch im Laufe vieler Jahre nur eine geringe Bedeckung stattgefunden haben kann. (**154**).

Die stielrunde weißliche Grundachse (Fig. 360 D, G, 361) wird etwa 3 mm dick und ist nur an den Knoten mit weißen, kaum 1 mm dicken, zumeist unverzweigten Wurzeln besetzt. Der dem oberirdischen Stengel unmittelbar vorangehende Rhizomsproß ist verhältnismäßig dick, kurz und enggliedrig und trägt scheidenartige, geschlossene Niederblätter, die den untersten Teil des Stengels umgeben

(Fig. 361). Es wurde schon oben (S. 623) bemerkt, daß das jüngste Niederblatt manchmal zu einem Laubblatt sich umgestaltet, in welchem Falle die fertile Pflanze im ganzen drei Laubblätter aufweist, und solche Exemplare wurden als var. *trifolium* bezeichnet. Der gerade oder etwas gebogene, aufrecht stehende Stengel ist im unteren Teil stielrund und glatt, weiter oben gerieft. Das untere Internodium wird etwa 10 cm lang, darauf folgen alternierend die zwei Laubblätter und schließlich die Blütentraube (Fig. 362). Ausnahmsweise kommen auf dem Stengel selbst drei oder nur ein Laubblatt zur Ausbildung. Die ganze Pflanze wird bis über 20 cm hoch. Die stengelständigen Laubblätter sind kurz gestielt, aus tief herzförmigem Grunde breit eiförmig, spitz, 5—7 und mehr cm lang und 2—4,5 cm breit, das obere etwas kleiner als das untere. Sie haben eine ungefähr wagerechte Stellung und sind auf der Oberseite benetzbar, doch läuft das Wasser rasch von ihnen ab; die

Fig. 361. *Majanthemum bifolium.*
Blühbare Pflanze mit Frühjahrstrieb, die Laubblätter noch zusammengerollt, etwas vergr. (Orig. B.)

Unterseite läßt sich nicht oder nur teilweise benetzen (154). Sowohl am oberen Teil des grünen Stengels, als auch auf der Unterseite der Laubblätter findet sich eine kurze, schwache Behaarung. Am Laubblatt kann man sehr gut einen Hauptnerv, ferner 2 oder 4 weniger starke, aber noch immer auffallende Seitenlängsnerven und schließlich dazwischen zahlreichere schwache Längsnerven unterscheiden. Bezeichnen wir den Hauptnerv als den stärksten mit 1, die weniger starken mit 2 und die allerdünnsten Längsnerven mit 3, so können wir deren Anordnung auf der einen Blatthälfte folgendermaßen ausdrücken: 1, 3, 3, 3, 3, 3, 3, 2, 3, 3, 3, 3, 3, 3, 2, 3, 3, 3, 3, 3, 3. Nebstdem sind auch ganz dünne Queradern vorhanden.

An ihren Standorten im Fichtenwald oder im Laub- und Fichten-Mischwald hält sich nach Kästner (a. a. O.) die Pflanze an Plätzen, wo der ihr zuteil werdende Lichtgenuß im Laufe ihrer Entwicklung keinen sehr großen Schwankungen unterliegt. Es betrug im reinen Fichtenwald bei herdenweisem Auftreten der Pflanze in der zweiten Hälfte des Mai $L = \frac{1}{11,5} - \frac{1}{43,8}$, in der ersten Hälfte des Juni $L = \frac{1}{22,3} - \frac{1}{43,8}$; bei spärlichem Auftreten zu denselben Zeiten $L = \frac{1}{3,7} - \frac{1}{8}$ und $L = \frac{1}{65,8}$ (wobei die Exemplare nicht blühten). Im Mischwald war bei herdenweisem Auftreten in der 2. Hälfte des Mai $L = \frac{1}{25} - \frac{1}{65,8}$, in der 1. Hälfte des August $L = \frac{1}{25,4} - \frac{1}{34,2}$; bei spärlichem Auftreten Mitte Mai $L = \frac{1}{4,8}$, in der 2. Hälfte des Mai $L = \frac{1}{12,2} - \frac{1}{13}$, in der 1. Hälfte des Juni $L = \frac{1}{16,4} - \frac{1}{20,8}$.



Fig. 362. *Majanthemum bifolium.*
Habitusbild, 1:1; Frucht von außen, schwach vergr., und im Querschnitt, etwas vergr. (Nach Reichenbach.)

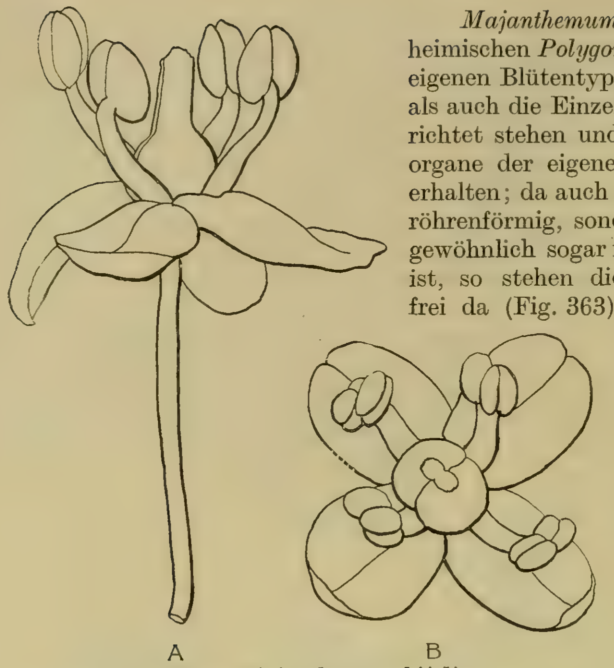


Fig. 363. *Majanthemum bifolium.*
A Blüte von der Seite, B von oben gesehen, 10:1.
(Orig. B.)

Majanthemum repräsentiert unter den einheimischen *Polygonateen* und *Convallarieen* einen eigenen Blütentypus, indem sowohl die Traube, als auch die Einzelblüten frei nach aufwärts gerichtet stehen und somit durch die Vegetationsorgane der eigenen Pflanze gar keinen Schutz erhalten; da auch die Blütenhülle nicht glockenröhrenförmig, sondern sternförmig ausgebreitet, gewöhnlich sogar nach hinten zurückgeschlagen ist, so stehen die Geschlechtsorgane gänzlich frei da (Fig. 363). Ähnliche, von *Polygonatum* und *Streptopus* abweichende Blütenverhältnisse finden sich innerhalb der *Polygonateen* bei der nächstverwandten, nordamerikanischen Gattung *Smilacina* wieder. Die freistehenden Blüten sind im Grunde des Fichtenwaldes wohl gegen trockenen Wind und vorzüglich gegen die Sonne, nicht aber gegen dichten Regen geschützt. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß die Pflanze in sehr regenreichen Gegenden deswegen seltener wird, weil die Blüten von zuviel Nässe leiden; allerdings beobachtete Lidforss (**114**), daß der Pollen gegen Nässe wenig empfindlich ist.

Die Infloreszenzachse wird durch die direkte Fortsetzung des Stengels gebildet. Oberhalb des zweiten Laubblattes setzt sich der Stengel zumeist gerade oder schwach gewunden nach aufwärts fort und in einer Entfernung von etwa 2 cm ober dem zweiten Laubblatt entspringen die ersten Blüten, denen im jeweiligen Abstand von wenigen Millimetern noch fernere Blüten folgen, sodaß die ganze Blütentraube bis etwa 3—4 cm lang wird. In der Regel sind je 2, seltener 3 und auch 4 Blüten einander genähert, so daß sie kleine Dolden auf der Traube bilden. Manche Blüten stehen aber auch einzeln. Der Abstand zwischen je zwei Döldchen beträgt etwa 3—4 mm. In deren Anordnung auf der Infloreszenzachse besteht eine gewisse Ordnung, und zwar so, daß das Diagramm der Infloreszenz in schematischer Darstellung eine bisymmetrische Figur bildet. Da zudem die Anzahl der Döldchen oft gerade 10 beträgt, so bietet das Diagramm — wie schon weiter oben bemerkt wurde — ein ähnliches Bild, wie das der Blüte. In älteren Werken wurden die Blüten ohne Brakteen, in andern die Blütendöldchen mit je einer Braktee dargestellt. Bei genauer Untersuchung findet man aber knapp unterhalb eines jeden Blütenstiels je eine, wenn auch kleine, häutige Braktee, so daß also eine jede Blüte aus der Achsel eines Hochblattgebildes entspringt. Der dünne, grüne, am Grunde purpurviolett gefärbte, 4—10 mm lange Blütenstiel ist ziemlich straff, etwas schräg nach aufwärts gerichtet, so daß die Blüte ebenfalls mehr oder minder nach aufwärts gerichtet steht.

Die Blüte wird unrichtigerweise oft als vierzählig bezeichnet, es soll aber richtig zweizählig heißen, da das Schema folgendermaßen lautet: P 2 + 2, A 2 + 2, G (2). Die vier weißen, lanzettlichen, 2—3 mm langen Perigonblätter sind in der völlig geöffneten Blüte sternförmig ausgebreitet, ja sogar gänzlich nach unten zurück-

geschlagen. Die etwas kürzeren Staubblätter stehen ebenfalls gespreizt, fast flach ausgebreitet, oder schräg nach aufwärts gerichtet, zuweilen aber sind sie der Narbe genähert. Die lichtgelben oder so wie die ganze Blüte schneeweißen Staubbeutel springen halb nach innen auf. Der rundliche weiße Fruchtknoten verschmälert sich nach oben in einen geraden, kurzen Griffel, der in einer kleinen, kaum verdickten Narbe endigt. Sämtliche Blütenorgane sind annähernd gleich lang (Fig. 363).

Mac Leod (**133**) hat bei Gent im Mai 1893 ein einziges Mal, bei sehr warmem sonnigen Wetter in 2 Blüten eine ansehnliche Quantität bloßliegenden Honigs rund um die Basis des Fruchtknotens angetroffen. Schulz, der nur selten und wenig Nektar in den Blüten fand, obwohl der Fruchtknoten (nach Graßmann) Septalnektarien besitzt (**168**, II. S. 168), hat an den Blüten häufig Insekten, besonders kleine Fliegen, beobachtet. Kirchner (**97**, **98**) fand die Blüten protogynisch. Es ist anzunehmen, daß die Pflanze an ihrem Standorte zumeist in recht schattigem Walde, von solchen Insekten, die sonnige Orte bevorzugen, selten aufgesucht und aufgefunden wird. Da sich die Blüten in der Reihenfolge von unten nach oben öffnen und im schattigen Walde lange Zeit frisch bleiben, so kann der Pollen der höher stehenden Blüten leicht auf die tiefer stehenden fallen und es ist anzunehmen, daß die Befruchtung zumeist auf diese Art und Weise geschieht. Jedenfalls findet man bisweilen reichlichen Fruchtansatz.

Als Blütezeit werden die Monate April bis Juni genannt; es kommen übrigens reichlich blühende Exemplare auch noch im August vor, zumal in höheren Regionen; aber Ende Juli kann man auch schon rot punktierte, heranreifende Beeren finden.

Der Fruchtknoten ist zweifächerig, mit je 2 Samenanlagen. Die Frucht ist eine kugelige Beere mit 1—3 Samen, erst grün, dann rötlich punktiert, schließlich rot, 5—7 mm dick, glatt; im Geschmack an den von *Sambucus* erinnernd. Der Same ist rundlich, hell, 2—3 mm dick, sehr hart.

25. Gattung. **Polygonatum All. Weißwurz.**

102. Polygonatum officinale All. Salomonssiegel. 103. P. multiflorum All. Vielblütige Weißwurz. 104. P. latifolium Desf. Breitblätterige W. 105. P. verticillatum All. Quirlblätterige W.

Die Arten der Gattung *Polygonatum* sind mittelgroße, zum Teil niedere (*P. latifolium*) Kräuter mit sympodialer, kriechender, der ganzen Länge nach bewurzelter, etwas plattgedrückt-walzenförmiger, fleischiger, weit über spannenlanger, weißlicher Grundachse, die durch ihre sehr deutlichen Internodien und die runden, breiten, sichelförmig umwucherten Spuren — die von den abgestorbenen Stengeln herrühren —, sehr charakteristisch und als Salomonssiegel allgemein bekannt ist (Fig. 364). Sie liegt zumeist horizontal unter der lockeren Humusdecke und kann daher mit freier Hand oft sehr leicht herausgenommen werden, umsomehr, da sie von ihren etwa tiefer liegenden oder fester eingewurzelten Partieen leicht abbricht.

Das stärkste Rhizom und daran die dicksten Knoten am Ende eines jeden Jahrestriebes weist *P. multiflorum* auf; da auch dessen Endtrieb (vor dem Stengel) schlanker und spitzer ist, als bei den übrigen drei Arten, so läßt es sich schon dadurch immer gut bestimmen. Im Frühjahr findet man bei einem blühenden Individuum am Grunde des aufrechten, Blätter und Blüten tragenden Sproßteiles eine Knospe, die im Lauf des Sommers in einen wagrechten Rhizomteil auswächst, der anscheinend eine unmittelbare Fortsetzung des Rhizomteiles des Muttersprosses bildet. Dieser neue Rhizomteil, der 3—9 cm lang ist, trägt 6—11, in der Regel 9—10 Niederblätter, deren hinterste bereits im Spätjahr abzusterben beginnen, während die vordersten und jüngsten über den Winter die Endknospe umschließen und beschützen, die im nächsten Jahr zu einem aufrechten oberirdischen langgliedrigen Sproßteil mit Laubblättern und Blüten auswächst; die Sproßentwicklung ist also 2jährig. Das



Fig. 364. *Polygonatum multiflorum.*
Stengel mit Blättern und Blütenständen; unten das Vorderende einer Grundachse mit 4 Jahrgängen von Sprossen, Wurzeln w abgeschnitten, die Stellen der Blütenstengel mit b 1864, 1865, 1866, die Narben der Niederblätter mit Zahlen bezeichnet. 1:1. (Nach Reichenbach und Sachs.)

letzte von den Niederblättern des Rhizomteils stützt die Verjüngungsknospe, welche also an der Basis des untersten Stengelgliedes des aufrechten Sproßteiles sitzt; diese Basis schwillt später stark an und bildet ein Bindeglied zwischen den 2 Jahrgängen am Rhizom. Nach dem Abblühen stirbt der aufrechte Sproßteil schließlich bis auf das dicke Basalstück ab, an dem er eine runde Narbe hinterläßt. Außer dem letzten Niederblatt des Rhizomteils, welches die Kraft-(Verjüngungs-)knospe stützt, umhüllt auch mindestens das vorderste von den übrigen Niederblättern eine Knospe, die indessen sehr klein sind und wovon sich nur einzelne ab und zu auswachsen. Diese Vermehrungsknospen nehmen gegen die Kraftknospe hin an Größe zu, und wenn sie überhaupt Seitensprosse bilden, so tun dies fast immer die vorderste oder die 2 vordersten Vermehrungsknospen. Auch wenn die Vermehrungsknospen nicht immer gleich im ersten Jahre auswachsen, sterben sie deshalb doch nicht ab, sondern halten sich mehrere Jahre frisch und können sich bei gegebener Gelegenheit, z. B. wenn die Verjüngungsknospe beschädigt wird, entwickeln. Die Vermehrungsknospen begründen, wenn sie auswachsen, neue, am Anfang schwache Sproßketten, die zuletzt von den Muttersproßketten dadurch frei werden, daß diese später von hinten her absterben; der einzelne Jahrgang hält sich jedoch sehr lange lebendig, mindestens bis zu 15 Jahren; solche aus 15 Jahrgängen zusammengesetzten Sproßketten können eine Länge von über 40 cm haben. (**154**).

Die Tiefe des Rhizoms im Boden ist recht verschieden, 2—15 cm oder noch tiefer; wo eine reichliche jährliche Bedeckung durch Regenwurmtätigkeit oder in anderer Weise vorhanden ist, liegen die älteren Partieen der Sproßkette tief, der jüngste Teil aber höher, und die Sproßkette ist dann nicht wagrecht, sondern mehr oder weniger schräg aufsteigend; zugleich ist das Rhizom etwas gedreht und gebogen, indem es nicht gleichmäßig aufsteigt, sondern nach einer ungefähr wagrechten Partie sich plötzlich stärker nach oben biegt, worauf wieder eine ungefähr wagrechte Partie folgen kann usw. (**154**).

Nach den Untersuchungen von Raunkiär (**154**) gehört *P. multiflorum* zu den Pflanzen, die durch Heben oder Senken ihrer Vegetationsspitzen befähigt sind, im Boden ihr Rhizom in eine bestimmte günstige Tiefenlage zu bringen. Er pflanzte im April 1894 in einen gesiebten Laubboden 6 Rhizome möglichst wagrecht mit nach vorwärts gerichteten Verjüngungsknospen zu je 2 in die Tiefen von 5, 15 und 30 cm; im Laufe des Versuches wurde die Tiefe infolge des Zusammensinkens des Bodens etwas geringer. Im September desselben Jahres war der von der Verjüngungsknospe entwickelte Sproß bei den beiden Exemplaren in 5 cm Tiefe schräg abwärts, in 30 cm Tiefe schräg aufwärts gewachsen und in 15 cm Tiefe ungefähr wagrecht geblieben (Fig. 365). Welche Kräfte diese Wachstumsweise beeinflussen, ob dabei Geotropismus, Aerotropismus, Hydrotropismus oder Lichtabschluß beteiligt sind, ist nicht bekannt.

Die junge, aus dem Samen hervorgehende Pflanze durchläuft im allgemeinen eine große Zahl von Erstarkungsjahren, bevor sie dazu kommt, einen aufrechten oberirdischen Sproß hervorzubringen; bis dahin ist das Rhizom ein Monopodium, welches jedes Jahr ein langgestieltes, vom Rhizom ausgehendes Laubblatt und mehr oder weniger Niederblätter hervorbringt, deren jüngste über den Winter die Endknospe umschließen, die das Wachstum im nächsten Jahr fortsetzt. Wenn aber die Pflanze hinreichend gekräftigt ist, biegt sich die Endknospe aufwärts und bildet einen oberirdischen Sproßteil, der im Herbst abstirbt, die Verjüngung geschieht nun durch eine Seitenknospe (Kraftknospe) in der früher geschilderten Weise, und das Rhizom trägt von jetzt an in der Regel nur Niederblätter; doch kann es im ersten Jahr geschehen, daß die Verjüngungsknospe ausnahmsweise keinen oberirdischen Sproßteil bildet, sondern unter dem Boden bleibt und im nächsten Jahr monopodial weiter wächst; in solchen Fällen tritt dann wieder ein langgestieltes

Laubblatt am Rhizom auf. Auf das letzte Niederblatt des Rhizomteils, welches die Kraftknospe stützt, folgen an dem aufrechten Sproßteil 1 oder wenige sehr lange Stengelglieder, worauf die Laubblätter beginnen; wie die Niederblätter stehen auch die Laubblätter am Anfang regelmäßig 2reihig, aber bei der weiteren Entwicklung des Sprosses wird der Stengel bogenförmig übergebogen und die Stengelglieder drehen sich derart, daß die Blätter einseitig auf die konvexe Seite des Stengels zu stehen kommen, während die Blüten an der konkaven Seite, bedeckt und beschützt von den Blättern herabhängen. (**154**). Die Stengelnarbe ist etwas elliptisch und kaum 6 mm, bei sehr starken Exemplaren 6,5—8 mm; deren Farbe ist lichtbraun, nicht so hell weiß, wie die des ganzen Rhizoms. Rings um die Stengelnarbe entspringen 10—12 (und außerdem an den Internodien noch zahlreiche), kaum 1 mm dicke Wurzeln, die nach allen Seiten gerichtet sind.

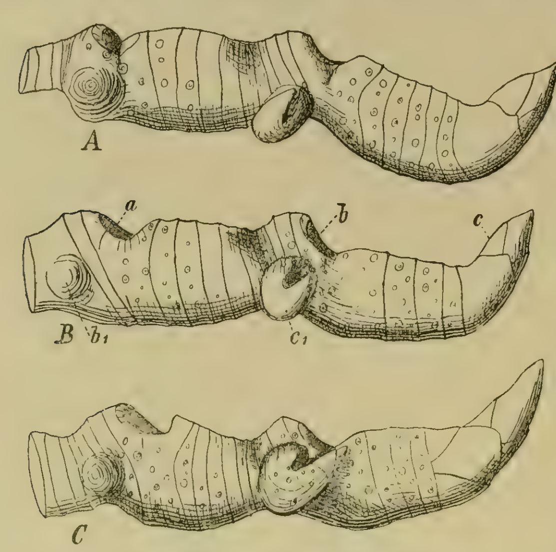


Fig. 365. *Polygonatum multiflorum.* Drei Rhizome, deren letzte Sproßgeneration sich A in 5, B in 15, C in 30 cm Tiefe entwickelt und sich bezw. schräg abwärts, ungefähr wagerecht und schräg aufwärts gerichtet hat; etwas vergr. (Nach Raunkiär.)

Das Rhizom von *P. officinale* ist etwas schlanker, mit weniger dicken Knoten. Die Länge eines Jahrestriebes beträgt 3,5—4 cm, die Breite 10—15 mm, die Zahl der Internodien oft 11, die der Wurzeln um die etwa 5 mm breite Stengelnarbe kaum 8, und auch im übrigen Verlaufe des Rhizoms zeigen sich etwas weniger Wurzeln als bei der vorhergehenden Art. Bei *P. latifolium* wird der Jahrestrieb 6—9 cm lang und durchschnittlich 1 cm breit und er weist zumeist 12 Internodien auf. In der Nähe der recht weiten, etwas elliptischen und hell gefärbten Stengelnarbe stehen nur 4—6 Wurzeln. Seitenverzweigungen sind zahlreicher vorhanden, und auch die nicht ausgetriebenen Nebenknospen stehen rechtwinklig hervor. Am dünnsten und reichlichsten verzweigt ist das Rhizom von *P. verticillatum*; die Zahl der Internodien beträgt nur 5—6, die der Wurzeln bei der Stengelnarbe 4—6.

Der einfache Stengel ist sehr schwach zusammengedrückt, walzlich und bei den drei ersten, breitblätterigen Arten anfangs nach aufwärts, bald aber schief oder sogar fast horizontal (*P. latifolium*) gerichtet, bei der schmalblätterigen vierten Art dagegen oft kerzengerade aufrechtstehend, was aber von der Belichtung abhängt. *P. multiflorum* weist einen ganz glatten, von zwei Seiten schwach zusammengedrückten Stengel auf, der auch knapp unterhalb eines jeden Blattes, in der Fortsetzung des Mittelnervs, kaum wahrnehmbar kantig ist, indem die Blattnerven an der Ansatzstelle des Blattes scharf endigen. Bis zu einer Höhe von etwa 10 cm wird er von einem grünlichen oder etwas rot angelaufenen, scheidenartigen Niederblatt umhüllt. Auch etwas weiter oben folgt noch ein scheidenförmiges Blattgebilde. Erst von einer Höhe von 30 und mehr cm an trägt der bis dahin fast senkrechte Stengel Laubblätter, so daß also die ganze Pflanze zumeist gut über einen halben Meter hoch wird und die Laubblätter hier bedeutend höher zu stehen kommen als bei *P. officinale* und *P. latifolium*. Im oberen Teil ist der Stengel, wie erwähnt,

mehr schief gerichtet und trägt nahezu zwanzig schmal-eiförmige bis länglich-elliptische Laubblätter und etwas weniger Blütenstände. Der Stengel der fertilen Pflanze wird bei *P. multiflorum*, wie bemerkt, zumeist über einen halben Meter hoch. Pflanzen mit Stengeln von 55 cm Länge und 3—4 mm Dicke, mit 12 Blättern und insgesamt etwa 10 Blüten sind schon recht schwach zu nennen. Sehr starke Exemplare haben einen Stengel von 75 cm Länge, 6,5×8 mm Dicke, mit 21 Blättern und 11 Blütentrauben zu je 2—3 Blüten. Die Farbe des Stengels ist in seinem untersten Teile weiß, aber weiter oben durchaus grün, manchmal auch mit zahlreichen purpurnen Flecken.

Der Stengel von *P. officinale* ist fast der ganzen Länge nach deutlich kantig, wodurch diese Art von der vorhergehenden am sichersten unterschieden werden kann. Außerdem ist der Stengel von *P. officinale* auch viel kürzer, indem er einen halben Meter selten erreicht, dagegen nicht mehr als 25—30 cm hohe blühbare Exemplare häufig sind. Auch die Zahl der übrigens auch kürzeren Laubblätter erreicht nicht mehr als 9—12. Nur sehr üppige Exemplare in Gärten, seltener im Freien, werden über einen halben Meter hoch, weisen bis 18 Blätter auf und tragen zugleich auch zwei-, drei-, ja sogar vierblütige Trauben.

Der Stengel von *P. latifolium* ist nicht nur in den unteren Teilen gerieft und weiter oben kantig, sondern auch behaart und erfährt die größte Beugung, so daß der obere Teil zumeist nahezu wagrecht steht. An Länge nimmt er etwa die Mitte zwischen den beiden ersteren Arten ein, aber die zwei untersten, nicht belaubten Internodien sind oft sehr kurz und die Zahl der Laubblätter beträgt oft nur 6 oder 9, selten 12 oder noch mehr. Der Stengel von *P. verticillatum*, der zahlreiche Blattwirtel trägt, erreicht die größte Länge, nämlich selbst mehr als 1 m, in der Regel etwa 60—75 cm. Er ist aber dabei verhältnismäßig dünn, 4—6 mm dick. Der ganzen Länge nach ist er fein gerieft; beim Vertrocknen wird er drei- bis mehrrinnig. Seine Farbe ist grün, zumeist mit sehr zahlreichen feinen hellpurpurnen Punkten, die sich im beblätterten Teil allmählich verlieren. — Es ist interessant, festzustellen, daß innerhalb derselben Gattung diejenigen Arten, die an trockeneren Standorten vorkommen, und selbst die Nähe der ungarischen Pußten nicht meiden, am niedersten bleiben (*P. officinale* und *P. latifolium*), wogegen die Arten typisch mesophiler Standorte bedeutend höher wachsen und von üppigerem Aussehen sind (*P. multiflorum* und vornehmlich *P. verticillatum*). Ferner fällt es auf, daß *P. verticillatum* den längsten, aber zugleich auch dünnsten Stengel aufweist. Dies läßt sich ökologisch dadurch erklären, daß *P. verticillatum* den Sommer über sich reichlich mit Wasser versehen kann und feuchte Luft genießt, wogegen *P. multiflorum* und noch viel mehr die anderen Arten oft trockener Luft und selbst trockenem Boden ausgesetzt sind.

Das Blatt von *Polygonatum* ist einfach, ganz und ganzrandig, elliptisch oder lanzettlich bis lineal, flach, etwas spitz, am Grunde abgerundet und plötzlich verschmälert, ohne wirklichen Stiel dem Stengel aufsitzend. Von den Nerven treten einige oder nur einer an der Unterseite des Blattes stark hervor und sind besonders an der Ansatzstelle des Blattes stark angeschwollen, wodurch namentlich bei *P. officinale*, *P. multiflorum* und *P. verticillatum* ein Gelenk zustande kommt, das ökologisch sehr wichtig ist. Das Gelenk befähigt das Blatt, die Richtung zu ändern, indem es an schattigen Standorten eine mehr horizontale Lage einnimmt, bei intensiver Beleuchtung dagegen mit der Spitze oder mit der Kante (bei *P. multiflorum* auch mit beiden Kanten) nach aufwärts steht.

Für *P. multiflorum* stellte Kästner (a. a. O.) im besonderen fest, daß es zu denjenigen Waldpflanzen gehört, die innerhalb der Vegetationsperiode eine starke Erniedrigung des Lichtgenusses, wie sie die fortschreitende Entwicklung der Belaubung des Waldes mit sich bringt, ertragen. Es betrug zur Zeit der Blattentfaltung $L = 1/_{2,8} - 1/_{4,1}$, bei der Blütenentfaltung $L = 1/_{12} - 1/_{26}$, zur Blütezeit

L = $^1/_{8,2}$—$^1/_{20,8}$, während der Fruchtentwicklung L = $^1/_{37,6}$ – $^1/_{263}$, und junge Pflanzen fanden sich Mitte August noch bei L = $^1/_{24}$—$^1/_{281,8}$.

Das Blatt von *P. multiflorum* ist durchschnittlich etwas länger und gestreckter als das von *P. officinale*. Als durchschnittliche Längen- und Breitenmaße findet man 12×4 bis 15×8 cm, bei sehr schattigem Standorte 10×4 und 9×2,8 cm. Es kommen aber auch, an trockeneren und lichteren Standorten, Blätter von 8×4 cm vor. An dem Blatt von *P. officinale* kann man dagegen in der Regel nur 8×4, ja 7×4,5, ferner 10×3,5 und selten 12×3,8 cm messen. Es ist auch stumpfer und etwas derber, die Nerven treten unterseits stärker hervor. Das größte Blatt besitzt *P. latifolium*, aber es ist deswegen nicht immer breit, sondern manchmal schmäler als das von *P. multiflorum*. Man findet folgende Maße: 12×5 bis 15×6, aber auch 16×7,5, ferner 11×6,5 und 11×4 cm. Es ist tiefer grün und zugespitzter als das der zwei vorhergehenden Arten und an der Unterseite nicht wie bei jenen blaugrau bereift, sondern mit Trichomen besetzt, die aber mit freiem Auge nicht immer sichtbar sind. Die Laubblätter dieser drei Arten sitzen dem Stengel in zweizeiliger Anordnung an, indem die Blattspreite nur in einen sehr kurzen stielähnlichen Teil sich verschmälert. Infolge des in seinem oberen Teil schräg bis horizontal gerichteten Stengels und der streng zweireihig angeordneten und einander genäherten Blätter kommt ein längliches, mosaikartiges Laubdach zustande, das einesteils das zumeist diffuse Licht am ziemlich oder sehr schattigen Standort ausgezeichnet auffängt und andernteils über den herabhängenden Blüten und auch über dem Boden, in welchem das Wurzelwerk nur seicht versenkt ist, eine schützende Decke bildet. Namentlich die Blüten sind durch das Laubdach, besonders bei *P. latifolium*, so gut geschützt, daß z. B. der Spaziergänger, der aufrecht geht, zumeist nur das Laubdach erblickt, und um auch die Blüten zu erspähen, sich herabbeugen muß.

Ebenso haben auch die an und für sich geringfügig erscheinenden spezifischen Unterschiede ihre ökologische Bedeutung.

Die Veränderlichkeit der Blattrichtung bei *P. officinale* wurde schon erwähnt. Das zumeist größere und dabei etwas schlappe Blatt von *P. latifolium* dreht sich mit der Spitze und den Kanten seltener nach aufwärts, es ist auch viel mehr an schattige Standorte gebunden. Dabei sind diese letztgenannten zwei Arten niederer und auch Bewohner trockenerer Standorte als *P. multiflorum*.

Das Blatt von *P. verticillatum* ist nicht wie das der drei ersten Arten breit, sondern sehr schmal lanzettlich bis lineal, etwa 21 cm lang und dabei nur 1,3 cm breit, oberseits grasgrün und etwas glänzend, unterwärts lichter, schwach bereift, matt. Nur der Mittelnerv ist an der Unterseite des Blattes erhaben. Die Blätter sind zu zahlreichen — bis 22 — Wirteln angereiht, die meist vierzählig sind, doch finden sich auch Wirtel mit bedeutend mehr oder weniger Blättern. Namentlich die untersten Wirtel weisen in der Regel weniger, die obersten oft mehr als vier Blätter auf.

Sowohl der Stengel als auch die Blätter passen sich ausgezeichnet den Lichtverhältnissen an, indem beide sich je nach dem einfallenden diffusen Lichte so drehen, daß die Blattspreiten davon ausgiebig betroffen werden. Besonders in geringeren Höhenregionen von 400—800 m Meereshöhe ist die Pflanze an den Wald gebunden und hier findet man zumeist stark gedrehte und gebeugte Stengel, mit beiderseits wegstehenden, flach ausgebreiteten Blättern, die somit ein ähnliches, fast horizontales Laubdach bilden, wie bei *P. multiflorum*. Junge Exemplare wieder tragen an ihrer Spitze einen Wirtel mit zahlreichen, strahlig angeordneten Blättern. In höheren Regionen, wo die Pflanze mehr ans Tageslicht tritt, wird der Stengel mehr gerade, und die Blätter kommen übereinander zu stehen und sind mit ihrer Spitze etwas oder stark nach aufwärts gerichtet.

Die Blüten (*P. officinale*) oder sehr kleinen Blütenstände (Fig. 364, 366 A) entspringen immer den Achseln der Laubblätter, jedoch ist das unterste zumeist, und

das oberste Blatt (bei *P. verticillatum* der oberste Blattwirtel) immer frei von Blüten.

Der Blütenstiel wird bei *P. officinale* bis über 1 cm lang und ist zwar dünn, aber sehr fest; er weist oft einen schwachen Knoten auf, bei den übrigen Arten sind sehr rasch vergängliche und oft verschwindend kleine Brakteen (Fig. 366 A) bemerkbar. Bei *P. verticillatum* sind zuweilen nur die unteren, zumeist vierzähligen Blattwirtel mit Blüten besetzt; aus der Achsel je eines Blattes entspringt ein etwa 12 mm langer Stiel, der sich gabelig in zwei etwa 5 mm lange Blütenstielchen verzweigt. Sehr starke Exemplare können an ihren 10 unteren vier-, aber zum Teil auch zweizähligen Wirteln Blüten tragen, wobei die Gesamtzahl der Blüten (je 2 auf ein Laubblatt) nahezu 80 erreicht.

Bei *P. multiflorum* finden sich etwa 11 oder auch weniger Blütenstände mit fast durchwegs 3 Blüten vor. Der Stiel des Blütenstandes wird bei kräftigen Exemplaren 12—15 mm, die Blütenstielchen 8 bis 10 mm lang.

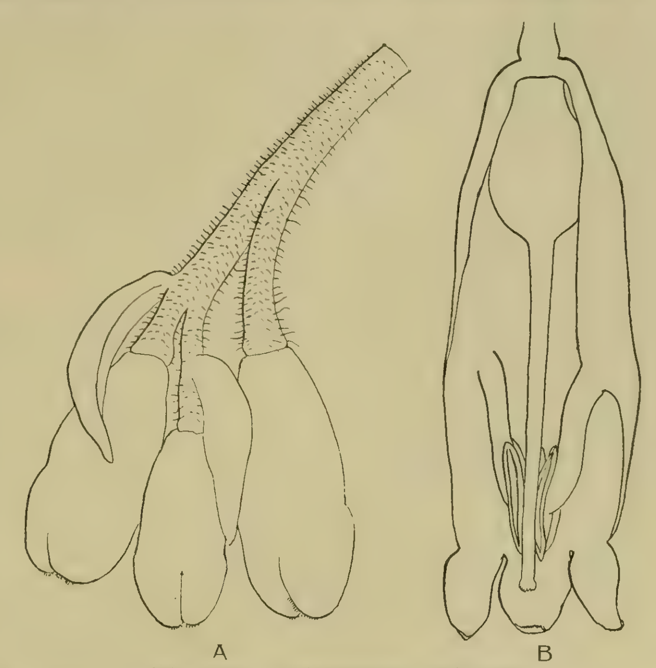


Fig. 366. *Polygonatum latifolium.*
A Blütenstand im Knospenzustand Anfang April; zwei Hochblätter sichtbar, 7:1. B Offne Blüte nach Wegnahme des vorderen Teiles des Perigons; die Antheren liegen dem Griffel an, ohne die Narbe zu erreichen, $4^1/_2$:1. (Orig. B.)

Noch mehr streckt sich der Stiel des Blütenstandes bei *P. latifolium*, wo er bis über 30 mm Länge erreicht. Üppig gewachsene Exemplare von *P. officinale* tragen gerade so wie *P. multiflorum* und *P. latifolium* nicht Einzelblüten, sondern zwei- bis vierblütige Blütenstände.

Die jungen grasgrünen Blütenknospen sind anfangs in den Blattachseln geborgen, sie wachsen aber bald in die Länge, zugleich strecken sich die Blütenstielchen und die Blüten hängen dann herab. Die Perigonblätter sind bis zu etwa dreiviertel ihrer Länge oder noch mehr zu einer Röhre verwachsen. Das Perigon nimmt eine weiße Farbe an, nur die 6 breitlanzettlichen, an ihrer Basis schmalen Perigonzipfel bleiben grün. In der noch geschlossenen Blüte schließen die Perigonzipfel fest zusammen. Ihre Endspitzen sind mit weißen Papillen besetzt, die sich mit den Narbenpapillen teilweise berühren. Die Antheren endigen unterhalb der Narbe. Bei der geöffneten Blüte von *P. officinale* (Fig. 367) spreizen sich die Perigonzipfel nur wenig und zwischen den drei in ihrem mittleren, breitesten Teil sich



Fig. 367. *Polygonatum officinale.* Geöffnete Blüte von vorn, innen die 6 Staubblätter, die teilweise von der in der Mitte stehenden Narbe verdeckt werden. 7:1. (Orig. B).

berührenden inneren Perigonzipfeln und den dem Staubfaden angepreßten Antheren bleibt nur ein schmaler Raum frei. Die bedeutend kürzeren und breiteren Perigonzipfel an der Blüte von *P. latifolium* (Fig. 366B) sind stärker gespreizt. Bleibt aber die Blüte von *P. officinale* längere Zeit unbefruchtet, so gehen die Perigonzipfel auch hier mehr auseinander und auch die Antheren spreizen sich etwas. Die Perigonröhre ist bei *P. multiflorum* in der Mitte zusammengezogen und 16—18 mm lang. Der birn- oder mehr eiförmige Fruchtknoten ist kaum 4 mm lang. *P. officinale* hat eine zumeist größere (15—25 mm lange) und namentlich breitere (5—7 mm), weniger zusammengezogene Perigonröhre und der stärkere, grüne Fruchtknoten nimmt etwa ein Viertel oder ein Fünftel der Perigonröhre ein. Am wenigsten zusammengezogen ist die Perigonröhre bei *P. latifolium*, sie wird aber manchmal kaum 15 mm, zuweilen 18—20 mm lang; der gelblichweiße Fruchtknoten nimmt etwa ein Drittel oder ein Viertel der Perigonröhre ein. Die dünnste und kleinste, nicht ganz 10 mm lange Blüte weist *P. verticillatum* auf, der Griffel ist hier nicht länger als der Fruchtknoten.

Die Geschlechtsorgane sind sowohl unter dem Laubdach der eigenen Pflanze, als auch unter dem röhrig-glockenförmigen Perigon, dessen Spitze sie nicht ganz erreichen, gegen Regen und Sonnenschein und zugleich gegen hochfliegende Insekten oder Vögel ausgezeichnet geborgen. Von niedrig fliegenden Insekten können die Blüten infolge ihrer leuchtend weißen, nur an den 6 Abschnitten grünen Farbe leicht bemerkt werden. Die Staubfäden sind in ihrer unteren Hälfte oder fast bis zur Anthere der Perigonröhre angewachsen. Im Innern der Blüte sind Papillen und (namentlich bei *P. latifolium*) auch zwei- bis dreizellige, sehr zarte Haargebilde vorhanden, bei *P. verticillatum* hauptsächlich nur an den Perigonabschnitten, bei den übrigen Arten auch an den Staubfäden, bei *P. latifolium* fast überall in der Blütenröhre, selbst am Griffel. Schon Sprengel (174, S. 198) erwähnt des Nektars im Innern der Perigonröhre. Eingehendere Untersuchungen über die Nektarien wurden von Almquist (Bot. Cbl. 38, S. 663) und Schniewind-Thies (164, S. 5) vorgenommen. Doch kann von wirklichen Nektarien kaum die Rede sein, sondern es scheint das ganze Innere der Blüte Honig auszusondern, und zwar in nicht zu jungen Blüten sehr reichlich. Die Haarbildung an den Perigonzipfeln ist bei der stets herabhängenden Blüte sicherlich dazu geeignet, den aus den reifen Antheren herausfallenden Pollen aufzufangen, von wo er dann auf andere Blüten durch Insekten leicht verschleppt werden kann. Doch bleibt auch an den inneren Wandungen der Perigonzipfel viel Pollen haften. Die Blüten von *P. officinale* haben einen sehr schwachen, aber angenehmen Geruch. Bei *P. latifolium* ist der Geruch kaum wahrnehmbar.

Die Blüten von *P. multiflorum*, *P. officinale*, *P. latifolium* und *P. verticillatum* sind homogam, die der beiden ersteren Arten kommen auch (**154**) protogynisch vor.

Wie in der geschlossenen, so auch in der geöffneten Blüte werden die Antheren bei den meisten Arten von der Narbe überragt (Fig. 366 B und 367); Selbstbestäubung ist daher wegen der hängenden Stellung der Blüten leicht möglich. Bei *P. verticillatum* stehen die geöffneten Antheren in gleicher Höhe mit der Narbe und umschließen sie so dicht, daß spontane Selbstbestäubung unvermeidlich ist (**154**). Die Narbe steht in der Mitte der Blütenmündung, ragt aber aus der Blüte nicht heraus. Nur wenn die Blüte längere Zeit unbefruchtet bleibt, so streckt sich der Griffel so weit, daß die Narbe die Länge der nunmehr stärker gespreizten Perigonzipfel etwas überragt. Die unteren, älteren Blüten werden in der Regel bald befruchtet und das Perigon verwelkt deshalb rasch, wobei die Perigonzipfel wieder zusammenschließen, sodaß ein weiterer Besuch der Blüte unmöglich wird. In den obersten Blüten verkümmert dagegen das Pistill bei *P. officinale* sehr oft und diese männlichen Blüten bleiben lange frisch und geöffnet, sie führen auch weniger Honig als die fruchtbaren Blüten. An dem verkümmerten Pistill ist zwar der Fruchtknoten und besonders der Griffel, selten auch die Narbe deutlich

zu erkennen, sie erreichen aber zusammen kaum die Länge von 0,5 bis 1 oder auch 2—3 mm, wogegen der Fruchtknoten sonst 5 mm, der Griffel 15 mm Länge erreicht. Bei mehrblütigen Infloreszenzen verkümmert oft das Pistill der jüngsten Blüte. Diese rein männlichen Blüten bleiben unfruchtbar.

Bei *P. multiflorum* wurde auch Neigung zur Ausbildung männlicher Blüten beobachtet. Geisenheyner[1]) beschrieb andromonöcische und androdiöcische Exemplare. Kirchner (schriftl. Mitt.) beobachtete im bot. Garten zu Hohenheim Blüten, deren Staubblätter bedeutend länger waren, als der Griffel, aber die Narbe war immer entwickelt. Auch bei *P. latifolium* kommen in den oberen Partieen des Stengels Blüten mit verkümmertem, unfruchtbaren Pistill vor. Im allgemeinen aber ist die Ausbildung männlicher Blüten bei *Polygonatum* nicht regelmäßig zu nennen, sondern scheint an ungünstige Standortsverhältnisse gebunden.

Für *P. verticillatum* sind von H. Müller (**145**) in den Alpen 2 Hummeln und 2 Falter als Blütenbesucher beobachtet worden. Schulz (**169**, II) sah *Hymenopteren* und kleine Falter. Die dem im Grunde der Blütenglocke reichlich vorhandenen Nektar nachgehenden Hummeln berühren nach ihm mit der einen Körperseite die nach innen aufgesprungenen Staubbeutel, mit der andern die mit den Antheren gleichzeitig entwickelte Narbe, so daß sie also Fremdbestäubung bewirken. Es sei übrigens nochmals bemerkt, daß die blütenbesuchenden Insekten schon an der inneren Wandung der Perigonzipfel reichlich Pollen vorfinden. Hummelbesuch wurde auch für *P. officinale* und *P. multiflorum* konstatiert. Es sei dazu bemerkt, daß eine recht beträchtliche Menge von freiem Nektar erst in etwas älteren Blüten zu finden ist. (**174**, **142**, **143**, **145**, **169**, **133**).

Wenn die obersten Blüten an der Pflanze noch kaum geöffnet sind (Mai), schwillt schon in den untersten Blüten der befruchtete Fruchtknoten stark an und es entwickelt sich im Innern des verwelkten Perigons die Frucht. Es ist eine kugelige, 8—10 mm dicke, derbe, glatte, aber bereifte Beere mit selten mehr, aber oft weniger als 9 Samen. Sie reift sehr langsam aus und ist zuweilen noch gegen Ausgang des Sommers grün, sodaß also auch die Vegetationsorgane und die ziemlich verholzenden Samenstiele viel länger standhalten müssen, als bei *Paris*. Bei *P. verticillatum* ist die Beere anfangs lichtgrün, mit zahlreichen purpurnen Punkten, glänzend, etwas kürzer als breit, nämlich 7—8 mm lang und dabei 9 mm dick. Sie wird bald rot und nimmt schließlich eine ganz dunkle Farbe an. Die Beere der anderen Arten ist zuerst rein grün, später bläulich-schwarz, stark bereift.

Das Fleisch der reifen Beere von *P. latifolium* ist von grüner Farbe, leicht zerfließlich und sehr klebrig. Der rundliche oder von mehreren Seiten etwas gedrückte Samen ist bei *P. latifolium* rein weiß und mißt 3 und 4 mm.

26. Gattung. **Streptopus Mich.**

106. Streptopus amplexifolius DC. Knotenfuß.

Die harte, kurze, nestartige Grundachse ist über und über mit filzigen, über 2 mm dicken Wurzeln besetzt. Der runde Stengel steht mehr oder minder schräg aufrecht und trägt wenige, zumeist drei Zweige, die sich nicht weiter verzweigen und dem obersten Teil des Stengels ähnlich gebildet sind. An den Abzweigungsstellen ist der Stengel scharf gebogen, so daß er im ganzen Verlaufe zickzackartig gekrümmt erscheint. Die ganze Pflanze wird in der Regel 60—80 cm hoch, doch sind auch meterlange Exemplare bekannt. Das unterste, glatte Internodium wird etwa 1—2 cm lang, worauf ein längeres Internodium mit einem scheidenartigen grünen ansehnlichen Blattgebilde, ferner noch ein langes Internodium mit einem

---

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. Bd. 13, 1895, S. 78.

Laubblatt folgt. Bei einer Höhe von etwa 25 cm fängt die Verzweigung an. Ein jeder Ast wird etwa 30 und mehr cm lang und trägt mehrere, zumeist 6—8 Laubblätter und auch am Grunde eines jeden Seitenastes befindet sich je ein Laubblatt. Der Endtrieb trägt ebenfalls etwa 8 Laubblätter. Diese sind wechselständig, stengelumfassend, aus tief herzförmigem Grunde länglich-eiförmig, etwas zugespitzt, unten bereift, 6—15 cm lang und 3 bis 6 cm breit. (Fig. 368).

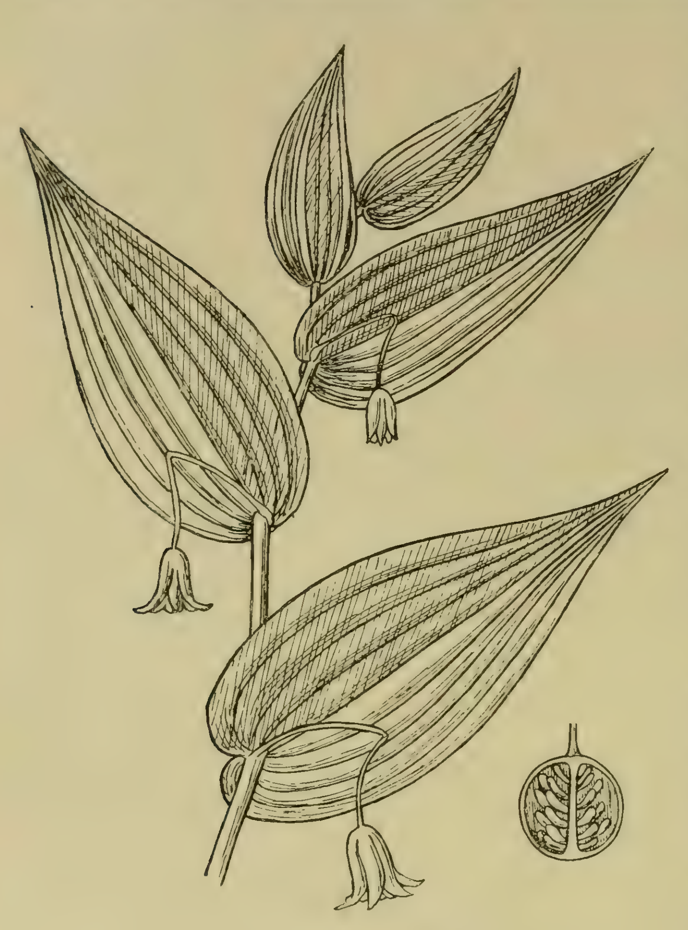


Fig. 368. *Streptopus amplexifolius.* Zweig mit Blüten und Frucht im Längsschnitt. (Nach Reichenbach.)

Zumeist tragen sämtliche Äste in ihrem mittleren Teil Blüten. Die Blütenstiele sind blattwinkelständig, um den Stengel herumgebogen, weiter frei und unter dem Blatt zumeist wagerecht abstehend, dann deutlich gekniet und von da an herabhängend, der freie Teil bis zum Knie 17 mm, der herabhängende Teil 7—18 mm lang. Loew (Manuskr.) vermutete im wagrecht oder etwas nach aufwärts gewendeten Teil eine Traubenachse, die beim Gelenk in eine kurze sterile Spitze ausläuft und von der sich der einzige, hängende Blütenstiel abzweigt. Diese Auffassung wird dadurch gestützt, daß manchmal auch zwei Blüten bei einander sind.

Die an dem dünnen langen Blütenstiel schlaff herunterhängende Blüte ist licht gefärbt, 6—7 mm lang und 8 mm weit, die Blütenhülle glockenförmig, die Geschlechtsorgane bei der natürlichen Stellung der Blüte durch die Blütenhülle vollkommen gedeckt. Die 6 freien lanzettlichen, über 7 mm langen Perigonblätter neigen sich glockenförmig zusammen, krümmen sich aber mit ihrer sehr langen, verschmälerten Spitze bogenförmig weit zurück. Sie sind weiß, gegen ihre Ansatzstelle zu mit einem kleinen roten oder gelben Fleck, an der Spitze grün, auf der Innenseite in der Mitte zuweilen mit kurzen hellpurpurnen Längsstreifen. Die Staubblätter sind am Grunde mit den Perigonblättern verwachsen, hinter dem gelblichen Staubfaden, an der Verwachsungsstelle, wird Nektar abgesondert. Die Staubfäden sind kurz, die Staubbeutel lineal, seitlich sich öffnend, das Konnektiv in eine ausgeschweifte Spitze auslaufend. Bei eben geöffneten Blüten sind die Staubbeutel

dem Griffel angeschmiegt, später reifen sie und stehen dann etwas gespreizt und die zwei Antherenhälften endigen unten in je ein abwärts gewendetes Zipfelchen. Der eiförmig- oder länglich-dreikantige, stumpfe Fruchtknoten ist 1,5—2 mm, der dünne, walzliche, an welken Blüten leicht abfallende Griffel 3,5—4 mm lang; am Rande der kreisförmigen, platten Griffelspitze befinden sich die Narbenpapillen (Loew, Manuskr.). Die Narbe überragt die Antheren um etwa 1,7 mm.

Blütenökologisch fällt zunächst der lange, auffallend gekniete Blütenstiel auf, durch den die Blüte genau unter das Laubblatt zu stehen kommt. Infolgedessen ist die sehr zarte Blüte gegen zu starken Sonnenschein und gegen Regen geschützt. In der natürlichen, nach abwärts geneigten Lage der Blüte erhalten die Geschlechtsorgane zudem auch noch durch die Perigonblätter eine Deckung. Nach Warming (**202**) ist die Blüte in Grönland schwach protogyn, in Oberstdorf nach Loew (Manuskr.) streng protogyn, indem in frisch geöffneten Blüten die Antheren noch unreif sind; im Riesengebirge fand Schulz (**169**) die Blüten in den meisten Fällen homogam. Der Zugang zum Nektar an der Verwachsungsstelle zwischen Staubfaden und Perigonblatt ist eng. Dies alles läßt auf Anpassung an Insektenbesuch schließen, indem die Besucher aus pollenreifen Blüten beim Honigsammeln Pollen mitschleppen und beim Besuch der folgenden, jüngeren Blüte mit unreifen Antheren an die frische Narbe anstreifen. Jedoch ist auch Selbstbestäubung und auch Windbestäubung nicht ausgeschlossen. Loew (Manuskr.) beobachtete Wespen, Warming in Grönland Bienen, Hummeln und Fliegen als Besucher der Blüten.

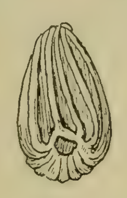



Fig. 369.
Streptopus amplexifolius.
Zwei Samen, 8:1.
(Orig. O. K.)

Die grellrote Beere ist nicht genau kugelig, sondern mehr länglich, im reifen Zustand weich, bis über 10 mm lang. In allen drei Fächern befinden sich je zwei Reihen zu 5—6 Samen, so daß die Samenbildung eine viel reichlichere ist als bei allen übrigen mitteleuropäischen *Asparagoideen.* Der Same (Fig. 369) ist sehr licht braun bis weiß, länglich-gekrümmt, mit zahlreichen Längsriefen. Die Beeren reifen rasch heran, was bei den Verbreitungs- und Standortsverhältnissen (Grönland, Kamtschatka, bei uns bis 2300 m Höhe) auch erforderlich ist. Je nachdem findet man Blüten schon im Mai, zumeist aber erst im Sommer, reife Beeren im August und September.

27. Gattung. **Ruscus L. Mäusedorn.**

107. Ruscus hypoglossum L. Zungen-Mäusedorn. 108. R. aculeatus L. Stechender M.

An jedem gesunden, fertilen *Ruscus*-Stock findet man in der Regel zumindest 3 oberirdische Sprosse, nämlich je einen ein-, zwei- und dreijährigen. Zuweilen erscheinen auch in einem Jahr zwei oberirdische Sprosse, so daß ihre Gesamtzahl an einem Stock größer wird (Fig. 370). Die Grundachse setzt sich, wie schon S. 625 erwähnt wurde, aus kugeligen Jahrestrieben zusammen, die etwas weniger (*R. hypoglossum*) oder etwas mehr (*R. aculeatus*) als 1 cm im Durchschnitt messen. Durch die Verzweigung des Rhizoms vermehrt sich die Pflanze auch vegetativ, und es kommen so ausgebreitete Gebüsche zustande. Die zumeist fünf ringförmigen Narben der Niederblätter, sowie die rundliche, etwa 5 mm breite Narbe der abgestorbenen Stengel an den älteren Rhizomtrieben sind leicht zu erkennen (Fig. 370). Außerdem entspringen einem jeden kugeligen Rhizomtrieb einige wenige, aber sehr kräftige, gut 3 mm dicke, tief in den Erdboden eindringende Wurzeln, die auch bei anhaltenderen Trockenperioden aus der Tiefe einen genügenden Wasserstrom der Pflanze zuführen können. Um sich über den ganzen Sproßbau orientieren zu können, sei außer dem auf S. 625 bereits erwähnten, noch folgendes angemerkt.

In einer nicht allzu jungen, birnförmigen, etwa 3—4 cm hohen vegetativen Knospe von *R. aculeatus* (Fig. 371) finden wir zunächst 2 alternierende, starke, vielnervige, die ganze Knospe einhüllende Niederblätter mit kreisförmigen Narben. Ihnen folgen abermals laternieren dnoch 3 Niederblätter, die den ersteren ähnlich sind, aber ihre Narbe bildet keinen gänzlich geschlossenen Kreis und in ihren Achseln tragen sie je eine Nebenknospe, deren jüngste zur Fortsetzung der Grundachse bestimmt ist. Bis zum fünften Niederblatt ist der Sproß kugelig angeschwollen und bleibt lebenslänglich unter der Erde, er stellt ein Glied der Grundachse vor. Das über dem fünften Niederblatt folgende Internodium ist dagegen gestreckt und walzenförmig: es wird zum ersten, langen, senkrecht emporgerichteten Internodium des oberirdischen Triebes. Am ersten Knoten dieses Triebes finden wir — im Knospenzustand — einen dreigliedrigen Wirtel von 4—5 mm langen, meist fünfnervigen Stützblättern, die in ihren Achseln je eine Seitenknospe tragen. Es folgen ferner noch mehrere, fünf- oder dreinervige Stützblätter mit Seitenknospen. Manche der Seitenknospen sind ungegliedert, andere gliedern sich wieder in Stützblätter und ungegliederte Seitenknöspchen. Die ungegliederten wachsen später zu Phyllokladien aus, die gegliederten zu verlängerten Teilen des oberirdischen Sprosses, die wieder Phyllokladien tragen (Fig. 371). Dementsprechend finden wir am ausgebildeten oberirdischen Stengel von *R. aculeatus* mehrere, zwei- bis viergliedrige Wirtel von Seitenzweigen und von Phyllokladien; die Seitenzweige tragen abermals in mehreren Wirteln angeordnete zahlreiche Phyllokladien. Manche Seitenzweige und manche Phyllokladien stehen auch einzeln. Die Zahl der Seitenzweige an einem normalen blühbaren Sproß beträgt nahezu 10; da an jedem Seitenzweig sowie auch am Endzweig des geraden Stengels durchschnittlich mehr als 20 Phyllokladien stehen, so ist deren Gesamtanzahl eine sehr beträchtliche.

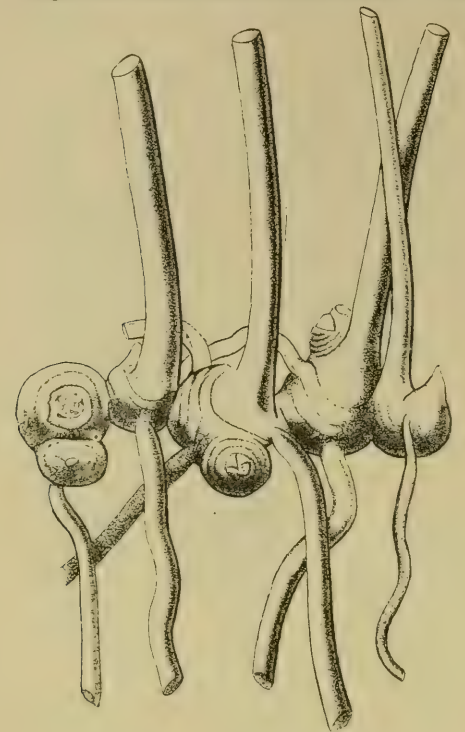


Fig. 370. *Ruscus aculeatus.* Rhizomteil einer fertilen Pflanze mit Stücken der Stengel und Wurzeln; an den kugeligen Rhizomteilen sind die ringförmigen Narben der Niederblätter zu erkennen, 1:1. (Orig. B.)

Der Stengel und der ganze oberirdische Sproß erreicht schon im ersten Jahre, in welchem er ans Tageslicht tritt, seine definitive Größe und wächst im nächsten Jahr nicht weiter fort, bleibt aber in der Regel 3 Jahre stehen. Da er zudem immerwährend grün gefärbt erscheint und auch in seinen unteren Teilen nicht die braune Farbe eines typischen Holzgewächses annimmt, so gehen die Meinungen über seine organographische Bewertung auseinander und er wird bald als holzig, bald als krautig bezeichnet. Bei *R. hypoglossum* ist der Stengel unten glatt, weiter oben mehrkantig und gerieft, bei *R. aculeatus* auch rauh. *R. aculeatus* erreicht eine Höhe von 50—100, in Gärten von 150 cm, *R. hypophyllum* (in Gärten bei Abbazia) bleibt etwas, *R. hypoglossum* bedeutend niedriger.

Die Stützblätter am Stengel von *R. hypoglossum* sind breit lanzettlich und zumindest über 1 cm lang (Fig. 372, B), bei *R. hypophyllum* bedeutend schmäler

und auch kürzer, bei *R. aculeatus* am kleinsten und namentlich die der Phyllokladien rasch abwelkend. Die wenigen Phyllokladien am Stengel von *R. hypoglossum* sind



Fig. 371. *Ruscus aculeatus.*
Diagramm des vegetativen Sproßsystems bis zur Höhe der ersten Phyllokladien. — Bei 1, 2, 3, 4, 5 das 1., 2., 3., 4. und 5. Niederblatt des Rhizomteils; bei k Seitenknospen des 3., 4. und 5. Niederblattes; bei 1′ das 1. Niederblatt der Seitenknospe, die zur sympodialen Fortsetzung des Rhizoms berufen ist; es ist noch deren 2. und 3. Niederblatt sowie des letzteren Seitenknöspchen eingezeichnet. Bei α, α, α die drei im Wirtel stehenden Stützblätter des ersten Stengelknotens; bei S Fortsetzung des Stengels. Bei β, β, β... die ersten im Wirtel stehenden Stützblätter der Seitenzweige; in den Achseln der Stützblätter β, β, β... stehen ungegliederte Knöspchen, die zu Phyllokladien auswachsen; in der Mitte die Fortsetzung der Seitenzweige, die noch einige, hier nicht eingezeichnete Stützblätter und in deren Achseln Phyllokladien besitzen. (Nach Bernatsky.)

bald breiter, bald schmäler ei- oder verkehrt-eiförmig, spitz aber nicht stechend, an der Basis kurz stielartig verschmälert, 8—10 cm lang und 2—4 cm breit, nicht starr aber lederartig, schief oder ziemlich horizontal ausgebreitet. Hin und wieder findet man blühbare Exemplare von 15 cm Höhe mit insgesamt bloß drei Phyllokladien; sehr starke Exemplare werden bis 40 cm hoch und tragen bis 18 Phyllokladien. Am Phyllokladium sind außer dem stärksten Mittelnerv beiderseits noch je zwei oder drei stärkere und sechs bis zehn schwächere Längsnerven mit freiem Auge zu erkennen (Fig. 372, A). Die Phyllokladien von *R. aculeatus* sind bedeutend kleiner, eiförmig bis (seltener) lanzettlich, starr, stachelspitzig, mit hervorspringenden Längsnerven, 25 bis 35 mm lang und 6—14 mm breit. An jedem Ast bleiben die untersten Phyllokladien zumeist, die

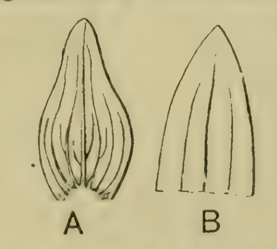


Fig. 372. *Ruscus hypoglossum.* A Phyllokladium im Jugendzustand; B Stützblatt des Phyllokladiums. 1:1. (Orig. B.)

obersten immer steril. An einem Ast findet man oft genau 9, aber auch bedeutend mehr blütentragende Phyllokladien.

Die kleinen Infloreszenzen (Fig. 373) entspringen in der Regel dem Mittelnerv in der Mitte des Phyllokladiums, oberhalb eines ansehnlichen, grünen, zungenartigen (*R. hypoglossum*) oder eines schmalen, etwas häutigen, rascher abwelkenden (*R. aculeatus*) Auswuchses, der als Braktee bezeichnet wurde, aber eigentlich dem Phyllokladium angehört. Die Infloreszenz ist ein einfaches Träubchen mit ganz kurzen Internodien und wenigen, höchstens 5—6 (*R. hypoglossum*) oder noch weniger (*R. aculeatus*) Blüten. Außer dem erwähnten, zungenartigen Auswuchs ist auch ein wirkliches, allerdings sehr kleines, zartes und rasch abwelkendes Blattgebilde als Tragblatt vorhanden, und ebenso hat auch jede Blüte ihre Braktee (Fig. 373). Sämtliche Achsenteile der Infloreszenz sind dünn, aber ziemlich hart und ausdauernd, anfangs nur wenige mm, zur Zeit der Fruchtreife aber auch über 1 cm lang, bei *R. aculeatus* bedeutend kürzer als bei *R. hypoglossum*. Von den sechs freien Perigonblättern sind die des äußeren Kreises etwas (*R. hypoglossum*) oder bedeutend (*R. aculeatus*) größer und namentlich breiter als die des inneren Kreises, aber immerhin recht unansehnlich, etwa 3—4 mm lang und 0,7—1,6 mm breit, linealisch oder schmal lanzettlich. Ihre Farbe ist zumeist hellgrün, sehr fein dunkelviolett punktiert; die inneren sind etwas dunkler gefärbt als die äußeren. Bei *R. aculeatus* variiert die Farbe der Blüten sehr, indem sie bald mehr bald weniger dunkelpurpurn angelaufen, bald rein lichtgrün erscheinen; nur die Staubblätter sind immer dunkel gefärbt. Die zu einem krugförmigen Gebilde verschmolzenen 3 Staubblätter tragen an ihrem oberen Rande die Antheren. In der weiblichen Blüte (Fig. 374, 3, 4) wird das 2,5—3 mm lange Pistill (Fig. 373, B) von dem krugförmigen, dunklen Staminodium eingehüllt, so daß fast nur die weiße (*R. acul.*) oder violette (*R. hypogl.*), schleimige Narbe frei herausragt. In der männlichen Blüte (Fig. 374, 1, 2) trägt die dunkelviolette, kurze, gedrungene Staubfadenröhre an ihrem Rande die wulstigen Antheren. Im Innern der Röhre steht ein rudimentäres Pistill. *Ruscus* wurde bald als monöcisch, bald als diöcisch, bald als polygam be-

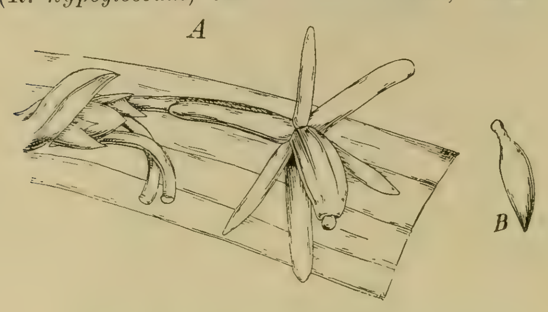


Fig. 373. *Ruscus hypoglossum.*
A Weiblicher Blütenstand mit einer geöffneten Blüte; B das herausgenommene Pistill. 5:1. (Orig. O. K.)

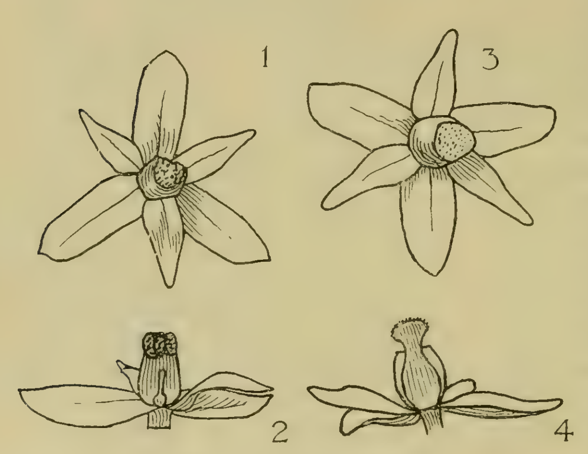


Fig. 374. *Ruscus aculeatus.*
1 Männliche Blüte von oben; 2 dieselbe von der Seite nach Entfernung eines äußeren, eines inneren Perigonblattes und der Hälfte der Staubblattröhre. 3 Weibliche Blüte von oben; 4 dieselbe von der Seite nach Entfernung eines äußeren, eines inneren Perigonblattes und der Hälfte der Staubfadenröhre, 6:1. (Orig. O. K.)

zeichnet. In der Regel erweisen sich aber alle drei *Ruscus*-Arten (auch *R. hypophyllum*) als diöcisch.

Die Blüten sind nektarlos; sie öffnen sich im Frühling, vom März bis Mai, bei *R. aculeatus* zumeist im Spätherbst, wobei die schmalen Perigonblätter sich stark auseinanderbreiten. Infolgedessen steht das aus den Staubblättern gebildete krugförmige Organ gänzlich frei da und wird nicht durch die Blütenhülle, sondern höchstens nur durch die Vegetationsorgane der Pflanze gegen Regen oder Sonnenschein geschützt. An den natürlichen Standorten der Pflanze, unter dem Schutze der Bäume oder Sträucher, bei zumeist trockener Witterung, ist dies auch nicht notwendig. Bei *R. aculeatus* sind die Phyllokladien so gedreht, daß die Blüten seitwärts oder nach unten zu stehen kommen. Das Aufblühen erfolgt hier ohne bestimmte Reihenfolge; man findet Knospen und offene Blüten durcheinander, selbst Beeren können dazwischen stehen. In der Regel werden nur 1—2 Blüten befruchtet oder oft auch gar keine, und bei *R. hypoglossum* findet man an der Spitze der abgeblühten Inflorescenz oft noch eine Blütenknospe, die erst viel später, vielleicht erst das nächste Jahr zur Entfaltung gelangt.

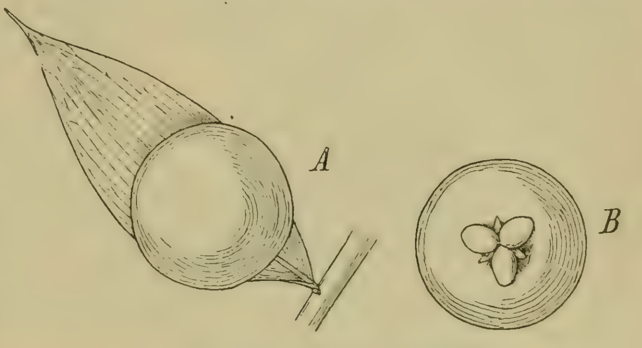


Fig. 375. *Ruscus aculeatus*. A reife Beere, auf dem Phyllokladium sitzend; B reife Beere von unten, mit dem vertrockneten Perigon, 2:1. (Orig. H. Astheimer.)

Besucher der Blüten sind nicht beobachtet worden, doch dürften es wohl Fliegen sein, die durch die dunkle Färbung der Blumen und den wie ein Flüssigkeitströpfchen aussehenden Narbenschleim angelockt werden mögen.

So unauffällig die kleine, dunkel bläulich gefärbte Blüte ist, so sehr sticht die grellrote, etwas glänzende, kugelige, 1—1,6 cm breite Beere (Fig. 375) von den tiefgrünen Phyllokladien ab; die Beere enthält 1—2 Samen, die entweder kugelig oder etwas abgeplattet, weiß und 8—12 mm dick sind. Die Fruchtschale ist derber und weniger leicht zerreißbar als bei *Asparagus*; das Fruchtfleisch breiig, etwas klebrig, licht orangegelb.

28. Gattung. **Asparagus L. Spargel.**

109. Asparagus officinalis L. Angebauter Spargel. 110. A. maritimus Mill. (A. scaber Brign.) **Meer-S. 111. A. tenuifolius Lam. Dünnblätteriger S. 112. A. acutifolius L. Spitzblätteriger S.**

Die Hauptachse von *A. officinalis* wächst schon im Keimungsjahr (Fig. 376 B) über die Bodenoberfläche und stirbt im Herbst mit Ausnahme des alleruntersten Teiles ab; eine Verjüngungsknospe ist daher zum Leben des Individuums schon im ersten Jahr notwendig. Sowohl die Hauptachse wie die Verjüngungs- und Vermehrungssprosse tragen nur schuppenförmige Blätter, in deren Achseln mit Ausnahme der untersten mehr oder weniger nadelförmige grüne Zwergzweige sitzen können, die wie die Blüten in einen Doppelwickel gestellt sind. Die Verjüngung geschieht durch eine ausgeprägte Kraftknospe, die stets in der 2. Blattachsel des Muttersprosses sitzt, ein Verhalten, das sich bereits am Hauptsproß findet, indem das Blatt, welches unmittelbar auf das Keimblatt folgt, die Verjüngungsknospe

stützt; oberhalb dieses Blattes folgen mehr oder minder gestreckte Stengelglieder mit spiralig gestellten schuppenförmigen Blättern, von denen in der Regel die 4 untersten steril sind, während die darauf folgenden nadelförmige, assimilierende Phyllokladien stützen. Von den in der Regel sterilen Blättern, die auf das Blatt folgen, welches die Kraftknospe stützt, können jedoch einzelne, insofern sie unter dem Boden sind, Knospen tragen, die auswachsen und neue Rhizome begründen

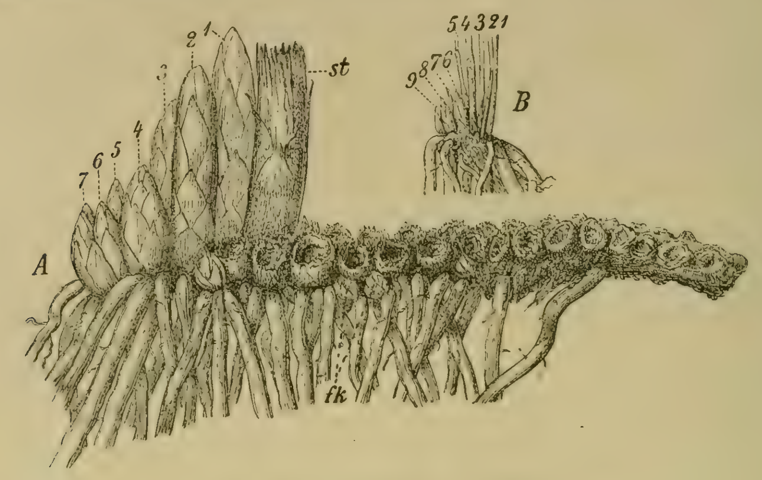


Fig. 376. *Asparagus officinalis.*
A Älteres Rhizom im April, 3:4; am hintersten Teil zickzackförmig gestellte Narben der Sprosse der 3 vorhergehenden Jahrgänge, der unterste Teil eines dieser Sprosse st ist noch zurückgeblieben; 1—7 die bereits im vorhergehenden Herbst angelegten Knospen, die im laufenden Jahr auswachsen und oberirdische Sprosse liefern werden; fk 2 Vermehrungsknospen. B Keimpflanze im Oktober, 1:1; vor der Hauptachse 1 haben sich im Laufe des Sommers noch 4 oberirdische Sprosse 2—5 entwickelt, weiter sieht man 4 Knospen 6—9 für das nächste Jahr. (Nach Raunkiär.)

können, die auf diese Weise höher im Boden zu liegen kommen als das Mutterrhizom; doch scheint dies nur an ganz jungen Individuen und nur in den Fällen vorzukommen, wo die jungen Rhizome aus äußeren Ursachen verhältnismäßig tief im Boden zu liegen kommen.

Außer dem Hauptsproß entwickeln sich im Keimungsjahr noch 1—4 Verstärkungssprosse, und die Pflanzen überwintern mit einer Reihe sympodial verketteter Sprosse, die sich im nächsten Jahr zu oberirdischen Sprossen ausbilden. In den folgenden Jahren entwickeln sich alljährlich mehr und mehr Sproßgenerationen, mindestens bis 10, und in demselben Grad steigert sich die Zahl der Knospen, die man im Herbst vor dem letzten von den oberirdischen Sprossen angelegt findet (Fig. 376 A). Die Sprosse stehen in zickzackförmiger Reihe, indem die aufeinander folgenden Sproßgenerationen antidrom und die Sproßketten also wickelförmig sind. Da das unterste Stengelglied kurz ist und die Verjüngung bereits von der Achsel des 2. Blattes ausgeht, gibt jeder Sproß nur ein ganz kurzes Stück an das Rhizom ab, welches deshalb gedrungen, mit dicht bei einander stehenden Sprossen ist. Außer den Verjüngungsknospen werden auch oft Vermehrungsknospen erzeugt, gewiß wohl in der 3. Blattachsel; sie sitzen in einer Reihe auf jeder Seite des Rhizomes, und sie können auswachsen und neue Sproßketten begründen, aber man findet sie doch in der Regel auch an den älteren Teilen des Rhizoms unverändert sitzen. Zahlreiche verzweigte, zum größten Teil schräg abwärts gerichtete Wurzeln

gehen von der Unterseite und den Flanken des Rhizomes aus; sie sind sehr kräftig, sowohl lang wie dick, und leben mehrere Jahre.

Die ziemlich holzige, feste, harte Grundachse unserer *Asparagus*-Arten wird in der Regel gut fingerlang und nimmt, tief in der Erde verborgen, eine wagrechte oder schief aufwärts gerichtete Lage ein. Sie ist oberseits vollauf mit oberirdischen Sprossen — den „Pfeifen" —, oder in den älteren Partieen mit deren Resten, unterseits mit den Wurzeln besetzt (Fig. 376 und 377). Im Querschnitt weist sie eine nicht ganz runde, hauptsächlich von oben und von den zwei Seiten, aber auch von unten etwas gedrückte Form auf. Im Querschnittsbilde läßt sich auch ein weißliches inneres Gewebe und eine dunklere Rinde erkennen (Fig. 377). Das

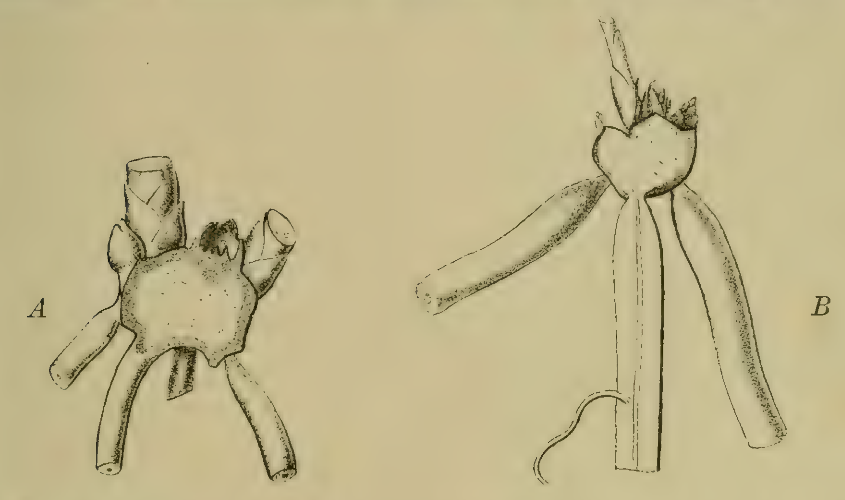


Fig. 377. Querschnitt des Rhizomes A von *Asparagus officinalis*, B von *A. tenuifolius*, 1:1. (Orig. B.)

Rhizom von *A. officinalis* wird in der Regel über 15 mm breit, die Rinde ist etwa 2 mm dick, die Pfeifen werden (im wilden Zustand) bis etwa 10 mm, die Wurzeln dagegen kaum 4 mm dick (Fig. 377 A). Üppige Gartensorten weisen natürlich bedeutend größere Dimensionen auf und die Pfeifen werden bis über fingerdick. Die Grundachse von *A. tenuifolius* (Fig. 377 B) ist bedeutend schwächer, auch die Rinde ist dünner und die oberirdischen Triebe werden kaum 3—4 mm dick, dafür erreichen aber die Wurzeln einen Durchmesser von mehr als 5 mm, sind also im Gegensatze zu *A. officinalis* dicker als die Pfeifen. Das Rhizom von *A. acutifolius* wird über fingerdick; die älteren Partieen sterben rasch ab, so daß manchmal nur recht kurze Rhizomstücke zu finden sind, mit einigen, kaum 4 mm dicken grünenden und einigen abgestorbenen Trieben, sowie mit 4—5 mm dicken, gelblichen Wurzeln; die sehr zahlreichen, dünnen, aber ziemlich starren, lanzettlichen, am Grunde breiten, oben spitzen, weißlichen, 1 cm langen Schuppenblätter umhüllen die Basis der Stengel fast zwiebelartig.

An jedem Exemplar kommen bei *A. officinalis* alljährlich mehrere oberirdische Sprosse zum Vorschein, und zwar einige im Frühjahr, einige gegen Ausgang des Sommers, die zum Teil steril, zum Teil fertil sind. Bei dem ersten Frost sterben sie alle ab. Der oberirdische Sproß stellt bei *A. officinalis* einen geraden, aufrecht stehenden, verhältnismäßig dünnen Stamm vor, der eine Höhe von 50—150, bei Gartenexemplaren über 200 cm erreicht und zahlreiche, schief aufwärts gerichtete Seitenäste trägt, die sich zumeist nochmals ziemlich reichlich verzweigen. Sämtliche lange, dünne Endspitzen, besonders die obersten Partieen, neigen sich infolge ihrer eigenen

Schwere oft mehr oder minder herab. Alle Zweige sind mit zahlreichen, nadelförmigen Phyllokladien, bei den fertilen Exemplaren viele auch mit zahlreichen hängenden kleinen Blüten besetzt. So kommt ein eigenartiges, ästhetisch sehr wirksames Bild zustande, das namentlich in baumarmen Steppen auffällt. Und auch ökologisch hat die Pflanze mit manchen anderen, in ihrer Höhe ansehnlichen, aber dünnstämmigen, reichverzweigten, sparrigen, mit schmalem oder schmal zerschlitztem, daher sehr lichtem Laubwerk und eigentlich kleinen, aber in ihrer Gesamtheit doch bedeutenden Blüten besetzten, luftigen Stauden der offenen Grasflurformationen sommerdürrer Gegenden vieles gemeinsam. Allerdings hat man es bei *A. officinalis* nicht mit Blättern, sondern mit Phyllokladien zu tun, aber ökologisch ist der Effekt derselbe wie bei den fein zerschlitzten Blättern anderer Stauden. Das wesentliche der betreffenden Pflanzen ist die ziemlich ansehnliche Höhe, die sparrige Verzweigung, die sehr schmalen oder fein zerschlitzten Assimilationsorgane und die kleinen zahlreichen Blüten. Es mögen hier als Beispiele folgende erwähnt werden: *Anthericus ramosus, Artemisia scoparia, Bupleurum falcatum, Campanula sibirica, Carduus acanthoides, Centaurea arenaria, C. micrantha, Cephalaria transsilvanica, Chondrilla juncea, Cichorium intybus, Conium maculatum, Erysimum canescens, Euphorbia Gerardiana, Gypsophila arenaria, Melilotus officinalis, Peucedanum arenarium, Seseli glaucum, Sisymbrium sinapistrum.* Man vergegenwärtige sich dagegen einige ähnlich (100—200 cm) hohe Wald- und Wiesenpflanzen mit wenigern und dickeren Ästen, breitem, schattenspendendem Laubwerk und der Anzahl nach weniger aber bedeutend größeren Blüten (wie z. B. *Streptopus amplexifolius, Polygonatum multiflorum, Lilium martagon, Veratrum album, Cirsium oleraceum, Digitalis purpurea, Gentiana asclepiadea, Geum rivale, Adenostyles*), um sich des Gegensatzes zwischen den zwei ökologischen Typen bewußt zu werden.

Im unteren Teil ist der Stengel mit ansehnlichen, breitlanzettlichen, glatten, harten, gelblichen, über 10 cm langen Schuppen bedeckt; weiter oben finden sich die schuppenartigen Stützblätter nur knapp unterhalb der Äste und Phyllokladien vor, so daß die langen Internodien zum größten Teil unbedeckt bleiben. Die Stützblätter werden in den oberen Teilen der Pflanze auch kleiner und haben einen nach abwärts gewendeten, ziemlich stachelspitzigen Sporn. An den Endzweigen werden sie dünner, einfacher und vergänglicher. Außer an den durch die Schuppen bedeckten Teilen ist der Stengel, sowie auch alle seine Verzweigungen glatt, grün und bereift.

Die Phyllokladien stehen in Büscheln zu 3, 5, 7 oder 9 beieinander und sind als gestauchte Zweige letzter Ordnung aufzufassen; ein jedes Büschel wird durch ein gemeinsames Schuppenblatt gestützt, aber unterhalb eines jeden einzelnen Phyllokladiums lassen sich, wenigstens im jugendlichen Zustand, auch ganz zarte Stützblätter nachweisen. Die Phyllokladien sind nadelförmig, grün, etwas bereift, 5—20, selten 25 mm lang, zumeist etwas gebogen, oder gerade, schief aufwärts gewendet. Bemerkenswert ist der Heliotropismus der Vegetationsorgane, namentlich der jüngeren und zarteren Triebe und Zweige, indem sie sich genau gegen das einfallende Licht zu drehen und bei der Morgensonne oft horizontal nach Osten gewendet sind, zu Mittag wieder kerzengerade aufrecht stehen. Sobald sich aber die Internodien gestreckt haben und die betreffenden Gewebe verholzt sind, beharren sie in ihrer aufrechten oder überhängenden Stellung.

Bei *A. maritimus* sind die Zweige und Phyllokladien rauh und etwas starrer als bei *A. officinalis*. *A. tenuifolius* bleibt bedeutend niederer und fällt auch durch eine mehr lichtgrüne Farbe auf; die Schuppenblätter sind auch in den unteren Partieen des Stengels schwächer, zarter und schmäler, bloß 2—4 mm breit; auch die Phyllokladien sind etwas zarter und dünner, aber etwas länger, sie stehen zu 10—20 und mehr beieinander. *A. acutifolius* zeichnet sich durch hochgradige Verholzung aus. Die älteren Stengelteile verlieren ihre grüne Farbe, aber die jüngeren bleiben über ein Jahr und noch länger grün. Die zumeist weniger als 10 mm langen, dunkelgrünen

Phyllokladien (Fig. 378) sind starr und stachelspitzig; die Pflanze steht nicht für sich allein, sondern stützt sich auf andere Gewächse, zumeist auf Sträucher der Macchia.

Die Blüten finden sich sowohl an der Hauptachse, als auch an den Seitenzweigen, — doch nie an deren Endspitzen —, zerstreut vor. Sie stehen einzeln oder zumeist zu zweien, nicht selten an beiden Seiten der Phyllokladienbüschel oder eines Astes, indem sie oberhalb des gemeinsamen Stützblattes entspringen, aber auch ihre eigenen, zarten Tragblätter haben. Bei den drei ersten Arten ist immer ein ansehnlicher, beiläufig in der Mitte (*A. officinalis*) oder ganz gegen das Ende (*A. tenuifolius*) knotiger dünner, anfangs etwas aufrecht stehender, später überhängender, oft schön bogig gekrümmter Blütenstiel vorhanden. Bei *A. officinalis* mißt er 10—15 mm, bei *A. tenuifolius* etwas mehr, bei *A. acutifolius* ist er verschwindend (bis 4 mm) kurz. Die Bedeutung des verlängerten, meist bogig gekrümmten Blütenstiels (dessen oberen Teil Velenovsky als „Perikladium" auffaßt) bei *A. officinalis* und *A. tenuifolius* liegt klar zu Tage: Die Blüte kann sich mit ihrer Öffnung nach abwärts richten, so daß die Geschlechtsorgane vor Regen und Tau durch das glockenförmige, zusammenschließende Perigon geschützt sind.



Fig. 378. *Asparagus acutifolius.* Zweig mit unreifen Früchten, aus Abbazia; 1:1. (Orig. Photogr. von H. Astheimer.)

Die Verteilung der Geschlechter variiert in hohem Maße (Fig. 379, 380). Die 6 Staubblätter und das Pistill sind zwar in jeder Blüte deutlich vorhanden, doch bald schlägt der eine bald der andere Teil fehl; bald wieder sind beide vollkommen ausgebildet. Ebenso unregelmäßig und unbeständig sind die mannigfach ausgebildeten Blüten an den Stöcken verteilt. Dies trifft für die hier behandelten mitteleuropäischen Arten zu, wogegen bei mehreren exotischen Arten, besonders bei denen der Untergattung *Myrsiphyllum* in der Regel vollkommene zwitterige Blüten vorkommen. Der Unbeständigkeit und Variabilität in der Ausbildung der Geschlechtsorgane in den Blüten unserer *Asparagus*-Arten ist es wohl zuzuschreiben, daß die hierauf bezüglichen Angaben verschiedener Autoren einander widersprechen. Bei *A. officinalis*, sowie auch bei *A. tenuifolius* findet man zumeist neben Stöcken mit weiblichen Blüten solche mit männlichen Blüten. Dies ist namentlich in Gärten häufig zu beobachten, aber auch an wildwachsenden Exemplaren. Immerhin ist das keine Regel ohne Ausnahme. Breitenbach (19) fand, daß bei *A. officinalis* an verschiedenen Stöcken das Pistill auf verschiedenen Stufen der Entwicklung stehen bleibt und die Pflanze muß als triöcisch gelten. An zwitterblütigen Stöcken hat man gefunden, daß an ihnen auch Zwischenformen zwischen zwitterigen und männlichen Blüten vorkommen. Die Zwitterblüten werden als Rückschlagserscheinung aufgefaßt. Nach Kerner (95, S. 294, 298) kommen auf einem Stock scheinzwitterige Pollenblüten, auf einem anderen scheinzwitterige Fruchtblütenvor. Nach E. Scholz[1]) bemerkt man an einer und derselben Pflanze mit-

[1]) Botan. Centralblatt, Bd. 89, 1902. S. 264.

unter zahlreiche Übergänge von vollkommenen zu unvollkommenen Blüten. Bei *A. acutifolius* kommen nebst Stöcken mit rein weiblichen oder rein männlichen Blüten auch solche mit zwitterigen Blüten oft vor. Kirchner (Manuskr.) fand auf Capri Blüten mit regelrechtem Fruchtknoten aber rudimentären Staubblättern, ferner solche mit regelrechten Staubblättern aber kleinem Fruchtknoten und kurzen Narbenästen und endlich solche mit ganz kleinen Fruchtknoten ohne Griffel und ohne Narben. Es muß also auch für *A. acutifolius* gelten, daß das Pistill sehr veränderlich ist.

Die männlichen Blüten sind jedesmal merklich größer und namentlich länger als die weiblichen Blüten (Fig. 379 A und 380 B). Die 6 Perigonblätter, sowie auch die

A B

Fig. 379. *Asparagus officinalis.* A männlicher, B weiblicher Blütenzweig, 1:1. (Orig. Photogr. O. K.)

Fig. 380. *Asparagus officinalis.* A weibliche, B männliche Blüte nach Entfernung von 3 Perigonblättern, 8:1. (Orig. O. K.)

6 Staubblätter sind ihrer größten Länge nach frei (Ausnahme *A. tenuifolius*) und nur an ihrer Ansatzstelle miteinander verbunden. Die Blüte ist bei unseren sommergrünen Arten röhren-glockenförmig, die weibliche mehr breit und kurz, die männliche, wie bemerkt, länglicher. Sämtliche Teile der Blüte sind einfach gebaut. Die sechs freien Perigonblätter sind lanzettlich, dünn, von gelblich bis hellgrüner, oder gegen die Spitze zu weißlicher Farbe, die Staubblätter haben einen dünnen Staubfaden und intensiv gelbe Antheren, das Pistill einen rundlichen bis verkehrteiförmigen Fruchtknoten mit drei unbedeutenden Furchen, einen kurzen dünnen Griffel und eine mehr oder minder dreispaltige kleine Narbe.

Bei *A. officinalis* wird die männliche Blüte etwa 6 mm lang, ihre Farbe, namentlich die der Perigonzipfel, sticht oft mehr ins gelbliche und namentlich die Antheren, die zwischen den zurückgebogenen Perigonzipfeln kaum hervorragen, fallen bei näherer Betrachtung durch ihre tiefgelbe bis orangerote Farbe auf. In der typisch männlichen Blüte erreicht der rudimentäre Fruchtknoten kaum 1 mm Länge, Griffel und Narben sind kaum zu erkennen. Die weibliche Blüte erreicht nur eine Länge von 3—4 mm, das Pistill wird höchstens 3,5 mm, der Fruchtknoten 2 mm, der Griffel mit der Narbe 1,5 mm lang. Der Fruchtknoten ist verkehrteiförmig, abgerundet-dreikantig, grün; Griffel und Narbe sind lichter gefärbt. In der weiblichen Blüte ist der Staubfaden etwas über 1 mm lang, die Antheren sind kaum angedeutet. Der Pollen ist nach Warnstorf (208) gelblich-rötlich, brotförmig, 37 μ lang und 19—21 μ breit. Bei *A. tenuifolius* sind die Blüten etwas größer und schmäler. Die männlichen Blüten erreichen eine Länge von gut 7 mm, die weiblichen von 5—6 mm. Die Perigonblätter sind hellgrün, an der Spitze und am Rande weißlich. Die Staubblätter stehen dicht nebeneinander nach abwärts gerichtet, so daß die orangegelben Antheren sich seitlich berühren. In zwitterigen

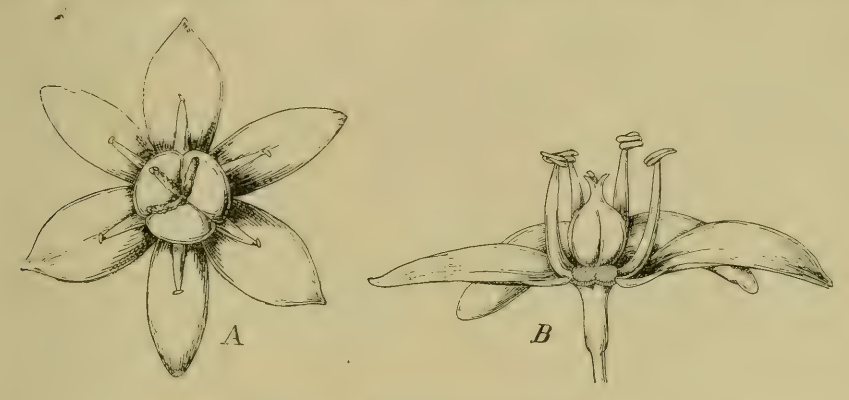


Fig. 381. *Asparagus acutifolius.*
A weibliche Blüte von oben gesehen; B Zwitterblüte von der Seite nach Wegnahme von 2 Perigon- und 2 Staubblättern, 5:1. (Orig. O. K.)

Blüten hat Kirchner (Manuskr.) gefunden, daß die Narbe mit den Antheren gleichzeitig entwickelt ist und in der Regel oberhalb derselben, bisweilen aber auch zwischen ihnen steht. Nach Kirchner gibt es ferner männliche Blüten mit ganz verkümmertem Griffel, wobei der Fruchtknoten und die ganze Blüte (6—7 mm) von derselben Größe ist wie in der zwitterigen; weibliche Stöcke mit Blüten von derselben Größe wie die zwitterigen, aber mit kleinen verkümmerten Staubblättern; schließlich weibliche Blüten von bedeutend geringerer Größe — diese sind die typisch weiblichen Blüten. — Bei genauerer Untersuchung der Blüten von *A. tenuifolius* findet man, daß die Antheren derselben Blüte abwechselnd länger und kürzer sind, so daß also in derselben Blüte 3 längere und 3 kürzere Staubblätter vorhanden sind. Dies läßt sich sowohl in den männlichen als auch in den weiblichen Blüten konstatieren, mit dem Unterschiede natürlich, daß die der weiblichen Blüten insgesamt verhältnismäßig kleiner sind als diejenigen der männlichen Blüten und insgesamt verkümmerte Antheren aufweisen. Ferner sind die Staubfäden etwa bis zur Hälfte mit den Perigonblättern verwachsen. Die Blüten von *A. acutifolius* sind flacher ausgebreitet und kürzer, die männlichen erreichen bloß die Länge von 4,5 mm, die weiblichen sind noch kürzer. Eine eingehende Untersuchung der Blüten von *A. acutifolius* hat Kirchner (Manuskr.) vorgenommen (Fig. 381). Er fand

die Pflanze an verschiedenen Orten Unteritaliens (Capri, Pozzuoli, Cap Miseno) gynodiöcisch. Die Blüten haben einen angenehmen, an Pfirsich oder noch mehr an Reseden erinnernden Duft und enthalten Nektar, der sich in Form von 3 Tröpfchen am Grunde der 3 Fruchtknotenfurchen ansammelt, welche den 3 inneren Scheidewänden entsprechen und vor die inneren Perigon- und Staubblätter fallen. An den Blüten der weiblichen Exemplare, welche kleiner sind als die Zwitterblüten, haben die Perigonblätter eine weißlichgrüne Farbe und sind 4 mm lang, die inneren 2 mm breit, die äußeren ein wenig schmäler; sie breiten sich so flach auseinander, daß der Durchmesser der von ihnen gebildeten Schaufläche 9 mm beträgt. Vor den Perigonblättern stehen 6 Staubblätter von derselben Farbe, die sich nach außen spreizen, 3 mm lang sind und an ihrer Spitze sehr kleine und verkümmerte Antheren tragen. Der weißlichgrüne Fruchtknoten ist niedergedrückt-kugelig, 2,5 mm hoch, und trägt auf seiner Spitze auf einem ganz kurzen Griffel 3 sich ausbreitende, fadenförmige Narben. Die Blüten der zwitterigen Pflanzen haben ein mehr gelb gefärbtes, bisweilen sogar orange überlaufenes Perigon, welches sich flach ausbreitet oder sogar etwas nach hinten zurückbiegt; seine Blätter sind fast 5 mm lang, die äußeren 1 ½, die inneren 2 ¼ mm breit, der Durchmesser der Schaufläche beträgt 10—12 mm. Die 3 ½ mm langen, hellgelben Staubfäden sind aufgerichtet und tragen wohl entwickelte Antheren von goldgelber Farbe. Der hellgelbe Fruchtknoten ist nur 1 ½ mm hoch und dick, seine 3 kurzen Narbenäste legen sich erst einige Zeit nach dem Aufspringen der Antheren auseinander. Selten wurden auf zwitterigen Pflanzen Blüten mit ganz kleinen, griffel- und narbenlosem Fruchtknoten gefunden. Auch für die Zwitterblüten wäre noch zu untersuchen, ob das weibliche Organ wirklich funktionsfähig ist oder ob man es mit scheinzwitterigen Pollenblüten zu tun hat.

Blütenökologisch sei vor allem der Umstand erwähnt, daß die Blüten aller Arten an und für sich ziemlich unansehnlich sind; ihre durchschnittliche Größe beträgt ja bloß 4 bis höchstens 12 mm und ihre Farbe ist zumeist ein wenig auffallendes grünlichgelb. Nichtsdestoweniger sind sie doch leicht bemerkbar, denn nicht nur daß sie sehr zahlreich vorhanden sind, sondern sie verteilen sich auch fast auf den ganzen, bis 2 m hohen und ansehnlich breiten Stock und, was besonders zu merken ist, sie werden durch fast nichts verdeckt, so daß sie zwischen den dünnen Stengeln und feinen Phyllokladien schon von weitem erspähbar sind. Hier mag auch erwähnt werden, daß die Blütezeit recht lange andauert. Allerdings ist die Einzelblüte nicht von langer Dauer. Sie öffnet sich in der Regel im Laufe des Vormittags, besonders bei warmer Witterung und verwelkt binnen wenigen Tagen. Aber an ein und demselben Trieb erscheinen zahlreiche Blüten, die sich nicht auf einmal, sondern in langsamem Tempo sukzedan entwickeln; an demselben Stengel findet man bereits abgewelkte Blüten und — bei weiblichen Exemplaren — junge Früchte, nebst jüngeren Zweigen, deren Blüten noch im frühen Knospenzustand sich befinden. Es kommt noch dazu, daß an demselben Stock im Laufe der Vegetationsperiode, vom Frühjahr bis zum Herbst, mehrere Triebe sukzedan erscheinen, von denen mehrere im Frühjahr, einige aber erst gegen Ausgang des Sommers, ja selbst erst im September vollreif werden. Namentlich von *A. officinalis* kann man sagen, daß diese Art eine charakteristische Steppenpflanze repräsentiert, die im wilden Zustand im Frühjahr und auch später wieder im Herbst grünt und blüht, im Hochsommer dagegen ohne Blüten dasteht. In Gärten, unter dem mitteleuropäischen Wiesenklima, wird diese Art allerdings mehr zur Sommerpflanze, die vom Anfang bis zum Ende des Sommers fast ununterbrochen grünt und blüht. Nicht zu vergessen ist, daß dabei auch die Eingriffe der Menschenhand etwas modifizierend einwirken, indem durch das Ausstechen der Frühjahrssprosse sowie durch die Sommermahd die Entwicklung neuer Triebe sicherlich beschleunigt wird. Obwohl mehrere Beobachter die Blüten von *A. officinalis* duftend nennen, so ist ihr Geruch durchaus nicht immer zu konstatieren und jedenfalls nicht intensiv, namentlich

bei feuchter Witterung oft gar nicht wahrnehmbar. Umso sicherer ist jedoch Nektarabsonderung im Blütengrund zu bemerken. Fast alle Autoren stimmen darin überein, daß der Fruchtknoten, selbst auch der der männlichen Blüten, Nektar absondert. Schon Sprengel wies darauf hin, daß die Verwachsungsstellen der Karpelle nektartragend sind, ebenso Delpino (**32**, II. 2, S. 93). Da die Blüten bis zum Verwelken offen bleiben, so können sie stets von Insekten besucht werden. Als Blütenbesucher wurden für *A. officinalis* Hummeln, Honigbienen und andere Bienenarten (**102**, **142**, **143**, Kirchner), für *A. acutifolius*, mit intensiver duftenden Blüten, *Megachile ericetorum* Lep. und kleine *Syrphiden* (**102**), Fliegen und kleine Käfer (Agnano-Pozzuoli am 18./9. 1901, nach Kirchner) beobachtet. Im allgemeinen aber wird *Asparagus*, wenigstens *A. officinalis*, nicht sehr häufig von Insekten besucht und Windbestäubung sowie Selbstbestäubung sind nicht ausgeschlossen.

Daß die Geschlechtsdifferenzierung auch auf die Blütenhülle übergreift, wurde schon oben mehrfach erwähnt. Hier ist noch zu bemerken, daß die Geschlechtsdifferenzierung einigermaßen auch auf die Vegetationsorgane sich ausdehnt, so daß man von sekundärer Geschlechtsdifferenzierung reden kann, wie sie im Tierreich sehr häufig vorkommt. Namentlich sind die an ein und demselben Standort wachsenden weiblichen Pflanzen in der Regel schlanker und weniger dicht verzweigt, die Äste und Phyllokladien schwächer und zarter aber länger, infolgedessen weniger starr und auch ihre Zahl ist eine geringere. Die männlichen Pflanzen desselben Standortes sind dichter verzweigt, die Äste und Phyllokladien kürzer aber härter und deshalb starrer, ihre Zahl ist eine größere. Bei *A. officinalis* stehen an einem Punkte bei der weiblichen Pflanze bloß 3—5, an der männlichen aber zumeist 7 Phyllokladien beieinander. Bei *A. acutifolius* beträgt die Zahl der in einer Höhe entspringenden, schwachen, aber 4—5 und mehr mm langen Phyllokladien auf den ♀ Exemplaren zumeist weniger als zwölf, oft nur fünf bis elf und die Internodien der Zweige der letzten Ordnung sind 3—8 mm lang. Bei den ♂ Exemplaren erreichen die Phyllokladien nur die Länge von 3 mm, sie stehen aber zu 8—12 beisammen; die Internodien messen nur 4—5 mm. Dabei ist aber nicht zu vergessen, daß die Ausbildung der Vegetationsorgane auch von Standortsverhältnissen abhängt. Namentlich unter feuchterem Klima und im Schatten erfolgt eine allgemeinere Streckung der Stämme und Äste, der Internodien und Phyllokladien. Durch Studium reichhaltigen Herbarmaterials gewinnt man auch den Eindruck, daß *A. acutifolius* in der Adriagegend zumeist längere Phyllokladien entwickelt als in Spanien. Dazu kommt ferner, daß die nicht blühbaren Endzweige fertiler Stämme lange Phyllokladien aufweisen. Immerhin ist der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Pflanzen auffallend, wenn man, wie bemerkt, Exemplare desselben Standortes zur selben Zeit miteinander vergleicht. Die sekundäre Geschlechtsdifferenzierung, sowie auch der Umstand, daß sterile Schattenexemplare namentlich von *A. acutifolius* verhältnismäßig sehr lange Phyllokladien aufweisen, hat zum irrtümlichen Aufstellen einer Menge Varietäten Anlaß gegeben. (Siehe darüber auch 4, III, S. 297.)

Die Beere von *A. officinalis* ist kugelig, rot bis braunrot, glänzend, glatt, etwa 8 mm breit. Die verblaßten Perigonblätter haften ihr dauernd an, auch im späten Alter, wo die Beere etwas zusammenschrumpft. Das Fleisch ist rot, zäh-klebrig. In der Beere finden sich zumeist 3—6 rundlich-brotförmige, tiefschwarze, glänzende, schwach rauhe Samen, deren Länge kaum 4 mm mißt. Die Beere von *A. tenuifolius* ist etwas größer, bis über 10 mm breit, rot, mit etwa 6 Samen. Die von *A. acutifolius* ist bald etwas kleiner bald auch gegen 10 mm dick, im ganz reifen Zustande grünlich-schwarz, und enthält zumeist nur 1—2 schwarze rauhe runde, 3—5 mm breite Samen. Die Fruchtschale ist dünn und leicht zerreißbar, das Fruchtfleisch wie bei *Polygonatum* dunkelgrün, sehr klebrig. Man findet im Spätherbst zumeist noch grüne, zum Teil aber auch ganz reife Beeren.

6. Unterfamilie. Smilacoideae.

29. Gattung. **Smilax L. Stechwinde.**

(Bearbeitet von J. Bernátsky.)

110. Smilax aspera L. Rauhe Stechwinde.

Smilax aspera ist ein typisches Element der mediterranen Flora, eine stete Begleiterin der immergrünen Macchien. Ihre Verbreitung erstreckt sich demnach von Madeira und den Kanarischen Inseln über die iberische Halbinsel, Südfrankreich, Italien, die adriatischen Küstenländer und über Nordafrika bis Syrien, weiter bis Abessynien und Indien (**40**; 4, S. 323). Auf dem Balkan, in Griechenland und auf dem Archipel kommt sie manchmal mit *S. excelsa* L. gesellig vor; ist dagegen für Transkaukasien fraglich[1]). Überhaupt ist sie in den Kaukasusländern nach Radde (139) seit Güldenstädt nicht wiedergefunden worden. Auch für die „mösischen Länder" erwähnt Adamovic nur *S. excelsa*, aber nicht unsere Art. Der Flora Deutschlands und der Schweiz fehlt sie gänzlich.

Überall im mediterranen Gebiet fällt die immergrüne Hartlaubpflanze alsbald auf und dringt, soweit sich hier die immergrüne Vegetation von der Küste aus ins Festland erstreckt, mit ihr vor, z. B. bis Mostar (12). Wo aber strenge Winter dem Vordringen der immergrünen Laubhölzer eine Grenze ziehen, da verschwindet auch *Smilax*, sie findet sich deshalb bei Fiume, Abbazia, Lovrana, Miramare, Duino usw. in der Regel nur in der Nähe des Meeresstrandes. Auf den etwas südlicher gelegenen Inseln, zunächst auf Lussin und Brioni, ist die Pflanze geradezu gemein. Den Vegetationsbedingungen entsprechend kommt sie in manchen Gegenden auch in höheren Regionen vor; so treffen in Dalmatien in einer Meereshöhe von 150 m voralpine Pflanzen mit *Smilax* und anderen südlichen Arten zusammen (12).

Schon am Rande und in Lichtungen der laubabwerfenden Eichenwälder an den Gestaden der nördlichen Adria, die im wesentlichen noch mitteleuropäischen Charakter tragen, gesellen sich zu den weiter nach Norden verbreiteten Lianen und lianenähnlichen Pflanzen, wie *Clematis vitalba*, *Tamus communis* und *Hedera helix* noch *Rubia peregrina*, *Asparagus acutifolius* und besonders *Smilax aspera*. Wenn die 3 zuerst genannten Arten den Schatten des Eichenwaldes noch gut ertragen, oder ihn, wie *Tamus*, geradezu aufsuchen, so streben die 3 südlicheren Arten der Sonne zu und gedeihen unter einem dichten Laubdache nicht. Wo nun immergrüne Formationen vorherrschen, da tritt *Smilax aspera* mit *Asparagus acutifolius*, *Rubia peregrina* und anderen immergrünen Arten, allenfalls auch mit *Hedera*, in den Vordergrund; sie machen sich außer in den Macchien auch in den Olivengärten, selbst auf Steinmauern und an Wegrändern breit. *S. aspera* vermag rasch in die Höhe zu wachsen und gelegentlich bis in die Spitze der höchsten freistehenden Bäume hinaufzuklettern, bleibt aber niedrig, wenn ihr nur kleine Sträucher als Stützen zur Verfügung stehen. Bald dekorieren ihre schlanken Zweige einen Baum wie eine lockere Girlande, bald windet und klimmt sie in niederem Buschwerk, und indem ihre Zweige sich auch gegenseitig umwinden und umfassen, bildet sie ein dichtes Geflecht, das auf kahlem Felsboden im heißesten Sonnenschein frisch grünt und weder dem Sturme noch Menschen oder Tieren einen Angriffspunkt darbietet. Durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Sonnenhitze und Stürme, sowie durch ihre Bestachelung schützt die Pflanze die ihr willkommene Stütze bietenden Sträucher gegen die mechanische Einwirkung des Windes, gegen zu starke Besonnung und gegen Eingriffe lebender Wesen. Wo das Felsenland

---

[1]) Tichomirow, W. Zur Kenntnis des Wurzelbaues von Smilax excelsa, der Transkaukasiens-Sarsaparilla, Ekalie der Iberier, mit Smilax aspera L. verglichen. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. 1912. S. 401—421.

an der Küste infolge der Bora und durch die Einwirkung gefräßiger Tiere kahl daliegt, da wird die Stechwinde im Verein mit der Myrte zum Pionier des Pflanzenwuchses. Zunächst erscheinen die beiden Arten hinter einem Steinblock, der gegen den Anprall des Windes Schutz bietet; von da aus strecken sie sich in der Windrichtung den Abhang hinauf, ohne sich seitlich stark auszubreiten; so entsteht ein schmaler Streifen eines ungemein dicht verworrenen und stacheligen Geflechtes von Buschwerk, das oberseits vom Winde wie abgeschoren aussieht und oft nur Kniehöhe erreicht, aber doch geeignet ist, anderen weniger widerstandsfähigen Gewächsen zur Ansiedelung zu verhelfen. Von Macchia-bildenden Sträuchern ist es besonders *Pistacia lentiscus*, die im Schutze des kompakten Geflechtes von Myrte und Stechwinde gern Wurzel schlägt[1]).

Die Keimung erfolgt wie bei den meisten *Liliaceen*, indem der Kotyledon mit seinem angeschwollenen oberen Ende im Samen verbleibt, mit seinem kurzen Stiel und seiner Scheide aber heraustritt und so das Knöspchen und das Würzelchen aus dem Samen befördert. Aus dem Knöspchen entwickelt sich bald eine in die Höhe strebende Grundachse mit verlängerten Internodien und Niederblättern; sie setzt sich nach abwärts in eine Wurzel fort, die anfangs mehrere cm Länge erreicht, ohne sich zu verzweigen (Fig. 382).

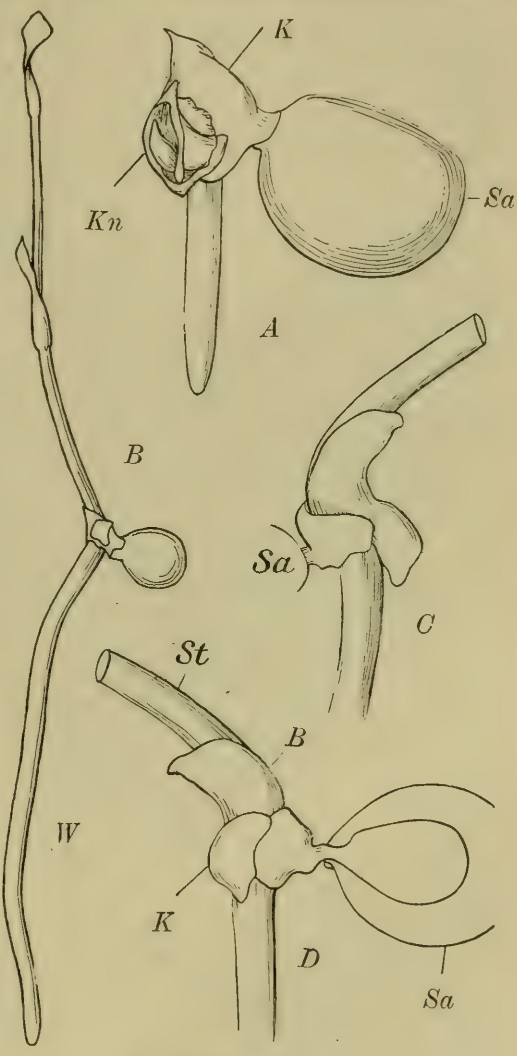


Fig 382. *Smilax aspera.*
A Junge Keimpflanze, 6:1. B Ältere Keimpflanze, 2:1. C und D Mit dem Samen zusammenhängender Teil der Keimpflanze B, 6:1. K Kotyledon, Kn Knöspchen, Sa Same, St Stengel, W Wurzel, B erstes Blatt. (Orig. O. Kirchner.)

Bei älteren Pflanzen findet man die Grundachse horizontal oder schief im Boden liegen. Sie ist walzlich, holzig, bis 5 mm dick, von weißlicher Farbe; ihre Internodien werden 2—4 und mehr cm lang. An den jüngeren Partieen weist fast jeder Knoten eine Seitenknospe auf, aber nur wenige davon treiben aus; durch diese Knospen, die in den Niederblättern geborgen sind, erscheint die Grundachse an den Knoten schwach verdickt. Die Niederblätter sind der Grundachse angedrückt, breit-lanzettlich, von bräunlicher Farbe, derb und bedeutend länger als die hellen Internodien; ihre Basis bildet zumeist einen nicht vollständig geschlossenen Ring,

[1]) Bernátsky, J. Pflanzenökologische Beobachtungen auf Süd-Lussin. Természtr. Füzetek. Budapest 1901.

der durch seine kastanienbraune Farbe auffällt. Im Querschnitt der Grundachse läßt sich mit freiem Auge eine dünne Rinde und ein dicker Zentralzylinder unterscheiden; in ihm sind zahlreiche Gefäßbündel so eingelagert, daß in der Mitte ein dünnes Mark freibleibt. Die kollateralen Gefäßbündel sind ringsum von kräftigem Sklerenchym umschlossen, welches nach außen zu einem etwas unterbrochenen mechanischen Ring zusammentritt. Die Endodermis wird in tiefer unter der Erde liegenden Partieen der Grundachse viel schwächer[1]). Die jüngste oder vorletzte, gelegentlich auch beide oder noch mehr Seitenknospen dienen zur vegetativen Sproßvermehrung. Die Seitentriebe werden bald recht lang, bald bleiben sie kurz, manche wachsen zu oberirdischen Stengeln heran.

Die Wurzeln entspringen an den Knoten der Grundachse. Sie werden nur 2—3 mm dick; ihre Endodermis ist einschichtig mit hufeisenförmig verdickten

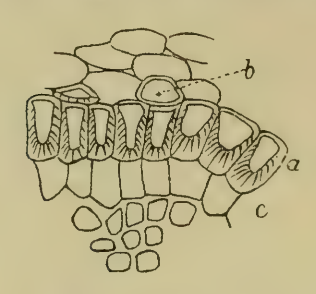


Fig. 383. *Smilax aspera.* Endodermis der Wurzel a, mit anschliessenden schwach verdickten Steinzellen b und dem Perikambium c; stark vergr. (Nach Hartwich.)

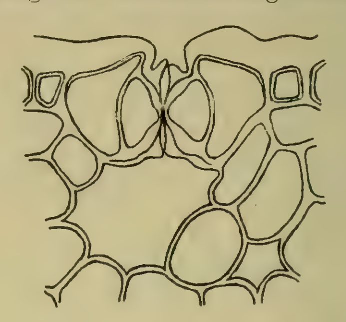


Fig. 384. *Smilax aspera.* Querschnitt durch eine Spaltöffnung des Stengels; stark vergr. (Nach Zweigelt.)

und reichlich getüpfelten Zellen; hie und da wird sie durch kleine dickwandige Zellen des angrenzenden Rindenparenchyms verstärkt (Fig. 383). Das radiale Gefäßbündel besteht aus etwa 22 Strahlen (83).

Die Internodien des Stengels sind zumeist gestreckt, 3—5, manchmal auch bis über 10 cm lang, selten ganz kurz und dicker als lang. In seinen untersten Teilen gleicht der Stengel noch der unterirdischen Grundachse, sobald er aber ans Tageslicht tritt, ergrünt er, wird allmählich etwas dünner, ist kantig und an den Kanten mit Stacheln besetzt (Fig. 385). Zumeist sind 6 Kanten vorhanden, die bald mehr bald minder scharf ausgeprägt sind und auch gänzlich verschwinden können. Mit der Zeit kann der Stengel teilweise verblassen. Stengel und Zweige streben im allgemeinen, sofern sich ihnen eine geeignete Stütze darbietet, in die Höhe; sonst kriechen sie in und auf niederem Buschwerk umher. Die Zweige, welche keinen Stützpunkt erreichen, ragen frei in die Luft und hängen schließlich seitwärts herab, besonders wenn sie an ihrem Ende mit Fruchtständen beladen sind. Auch wenn die Pflanze Gelegenheit hat, sich nach aufwärts zu winden, ist der Stengel nicht gerade, sondern mehr oder weniger zickzackförmig gebogen, indem jedes Internodium für sich eine andere Richtung einschlägt; hierdurch sind die Sprosse befähigt, immer neue Stützpunkte zu gewinnen und sich der Belichtung anzupassen. Bei einseitig einfallendem Sonnenlicht liegen die zickzackförmigen Biegungen eines Zweiges in einer Ebene und sind so eingestellt, daß die zweizeilig an ihm angeordneten Laubblätter genau in dieselbe, zum einfallenden Lichte senkrecht gerichtete Ebene zu liegen kommen. Bei manchen Standortsformen bleibt der Stengel übrigens

[1]) Zweigelt, F. Vergleichende Anatomie der Asparagoideae etc. Denkschrift. K. Akad. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 88, 1912, S. 397—476.

sehr kurz, auch die zahlreichen Zweige verkürzen sich, die Laubblätter oder nur die Blattspreiten fallen frühzeitig ab, und so kommen schließlich Wuchsformen zustande, die einem Hexenbesen gleichen, und an denen die Stengel mehr oder weniger die Assimilationstätigkeit übernehmen. Die Gewebe und Zellen des Stengels zeichnen sich im allgemeinen durch weitgehende Kutinisierung und Verholzung aus. Das Hautgewebe bildet einen massiven Panzer, ein elastisches epidermales Wassergewebe ist nicht vorhanden; die Schließzellen der Spaltöffnungen sind eingesenkt und überdacht (Fig. 384). Unter der Epidermis liegt ein einschichtiges Hypoderm aus stark verdickten Fasern und ein meist fünfschichtiges chlorophyllhaltiges Rindenparenchym, dessen verholzte Zellwände mit grossen Tüpfeln ausgestattet sind; darauf folgt ein breiter Ring von Sklerenchymfasern, der das innere, von zahlreichen kollateralen Gefäßbündeln durchzogene Gewebe umgibt. Die Stengelorgane buschiger und blattloser Pflanzen besitzen stärker verdickte Außenwände der Epidermiszellen, ein sehr reduziertes Hypoderm, in radialer Richtung verlängerte Rindenzellen und ein schwächer entwickeltes inneres Sklerenchym (83). Stärkekörner sind im Stengel reichlich vorhanden, auch Raphiden fehlen nicht. An der Bildung der zumeist mit der Spitze nach abwärts gerichteten Stacheln ist nicht nur die Epidermis, sondern auch das darunter liegende Rindenparenchym beteiligt; die derben, kutinisierten Außenzellen umschließen einen Kegel von Sklereïden; auch hier sind Raphiden vorhanden.

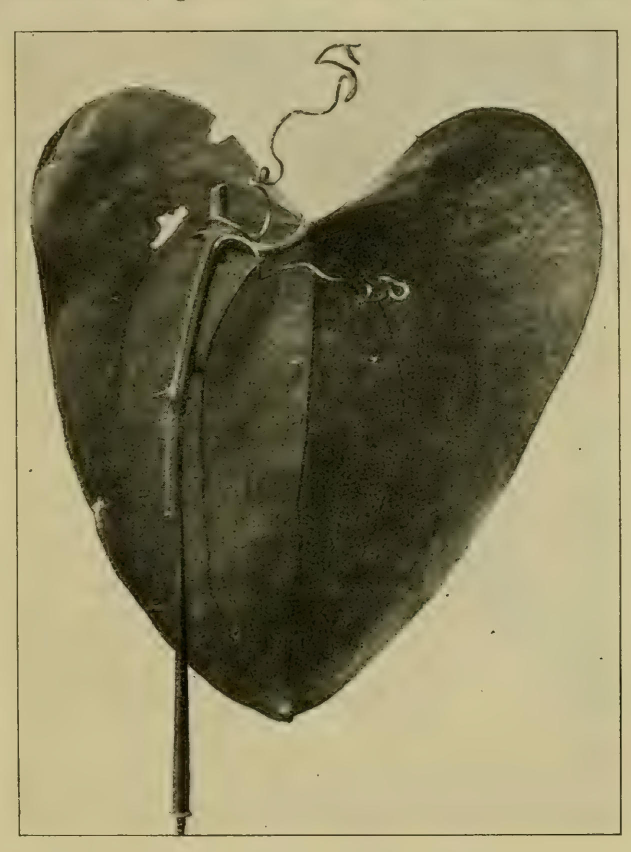


Fig. 385. *Smilax aspera*, aus Abbazia. Stengelstück mit einem Blatt und dessen 2 Ranken, 1:1. (Orig. Photogr. von H. Astheimer.)

Die untersten Blätter des Stengels sind noch niederblattartig, aber nicht angedrückt, sondern abstehend; sie sind zum Stengel fast senkrecht oder schief aufwärts gerichtet und umhüllen mit ihrem breiten Basalteil nach oben zu entweder ein stachelförmiges Gebilde oder es entspringt in ihrer Achsel ein Seitentrieb. Vom 5.—6. Knoten an treten in der Folge an dem ganzen, bis mehrere Meter langen Stengel und seinen Verzweigungen Laubblätter auf; erst in den Blütenständen werden sie durch kleine zarte Hochblätter ersetzt.

Am Laubblatt findet man eine bis 10 mm lange, bei kleinen Blättern aber fast verschwindende Blattscheide, einen festen Stiel, an der Grenze zwischen Scheide und Stiel zu beiden Seiten je eine einfache Ranke (Fig. 385), die aber den untersten

und obersten Blättern fehlt, und eine wohl ausgebildete Blattspreite. Form und Größe des Blattes variieren mannigfach; da auch die Internodien verschiedene Länge haben und die Verzweigungen verschieden dicht gestellt sein können, so ist die Belaubung und die ganze Tracht der Pflanze recht veränderlich. In der Regel ist die lebhaft grüne, kahle, lederartige, glänzende, unterseits und am Rande mit mehr oder weniger Stacheln besetzte Blattspreite aus herzförmigem Grunde breit eiförmig oder lang dreieckig bis spießförmig, bald bis über 10 cm breit und dann ziemlich stumpf, bald bis über 10 cm lang und nur 3—4 cm breit. Die sehr breiten und kurzen Blätter weisen oft einen sehr tief eingeschnittenen Grund auf und tragen am Ende eine Stachelspitze; die langen schmalen Spreiten sind manchmal am Grunde wenig ausgebuchtet, aber sehr scharf und lang zugespitzt. An den untersten wie an den obersten Stengelteilen sind die Blätter oft lanzettlich, spitz, zuweilen mit geradem oder schräg abgestutztem Grunde. Nicht selten findet man Exemplare mit licht gefleckten Blättern (Fig. 386). In der Mitte der Spreite verläuft immer ein Mittelnerv, zu beiden Seiten sind, symmetrisch angeordnet, mehrere dem Blattrand entsprechend gebogene Längsnerven, schließlich ein feines Adernetz vorhanden. Auch die Ausbildung der übrigen Teile des Laubblattes schwankt innerhalb gewisser Grenzen. Der Stiel kann über 4 cm lang werden, und Stacheln sind in verschiedenem Maße vorhanden. Die vielfach gedrehten stielrunden Ranken erreichen eine Länge von 5 cm und mehr; an niederen, nicht kletternden und dicht buschigen Formen können sie ganz fehlen. Sie sind nach Domin[1]) hinter den Enden der Scheidenlappen auf dem Blattstiel inseriert und führen Gefäßbündel; ihre vielfach erörterte morphologische Natur (vergl. 33; 55, S. 433) wird von Velenovsky[2]) so aufgefaßt, daß er sie für umgewandelte Stacheln erklärt; anatomisch verhalten sie sich als Emergenzen. Die Scheide bildet nach Glück[3],) der sie als rudimentäres Stipelpaar ansieht, ein Schutzorgan für die überwinternden Stammknospen.



Fig. 386. *Smilax aspera*, aus Abbazia. Blatt mit Silberflecken, 1:1. (Orig. Photogr. von H. Astheimer.)

Sich dem einfallenden Lichte durch eine bestimmte Stellung anzupassen, dazu ist das Blatt dadurch befähigt, daß der normal rechtwinkelig vom Zweige abstehende Blattstiel sich nach beliebigen Richtungen drehen, außerdem auch die Spreite eine verschiedene Lage zum Blattstiel einnehmen kann. Auch gegen

---

[1]) Domin, K. Morphologische und phylogenetische Studien über die Stipularbildungen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 1911.

[2]) Vergleichende Morphologie, S. 453.

[3]) Glück, H. Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Verhandl. Naturh.-Med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 7, 1901. S. 10.

zu starken Sonnenschein schützen sich größere und breitere Blattspreiten, indem sich ihre beiden Längshälften mit den Kanten nach aufwärts biegen (Fig. 389). An Pflanzen, die ganz frei einfallenden heißen Sonnenstrahlen ausgesetzt sind, kommen in der Regel kleinere und schmälere Blätter zur Ausbildung; indessen scheinen hierbei auch andere Faktoren, namentlich Feuchtigkeit, Bodenverhältnisse und der Zeit nach zurückliegende, in der Jugendentwicklung einwirkende Einflüsse mitzuspielen.

Anatomisch ist das Blatt derb gebaut (Fig. 387). Die Epidermiszellen sind verhältnismäßig klein und dickwandig; die Epidermis der Oberseite ist durch ihre glatte glänzende Oberfläche geeignet, das Sonnenlicht zu reflektieren und Regen leicht und schnell ablaufen zu lassen; manche sehr lang zugespitzten Blattformen erinnern zudem an die in heißen regenreichen Gegenden verbreitete ökologische Form der Blätter mit Träufelspitze. Das Mesophyll besteht aus 10 und noch mehr Zellschichten ohne großen Unterschied zwischen Palissaden- und Schwammgewebe, da die meisten Zellen ziemlich parallel zur Blattoberfläche gestreckt sind; immerhin sind die oberen Zellreihen etwas dichter und chlorophyllreicher als die unteren. Kleine Kalkoxalatkristalle sind zahlreich vorhanden. Der Mittelnerv ist in der Regel aus 3 Gefäßbündeln zusammengesetzt, deren Sklerenchymscheiden zusammenfließen; im Blattstiel stehen die Gefäßbündel annähernd in einem Kreise, den Bastteil nach außen wendend. Die Zellen der Blattränder sind im allgemeinen stark verholzt. Im übrigen führt Beck (12) als gemeinsames Merkmal mehrerer typischen mediterranen Hartlaubgewächse, wie *Smilax aspera*, *Quercus ilex*, *Laurus*, *Myrtus*, *Ceratonia*, *Olea*, *Viburnum tinus*, *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus*, verholzte kräftige Sklerenchymbündel und verdicktes Parenchym an.

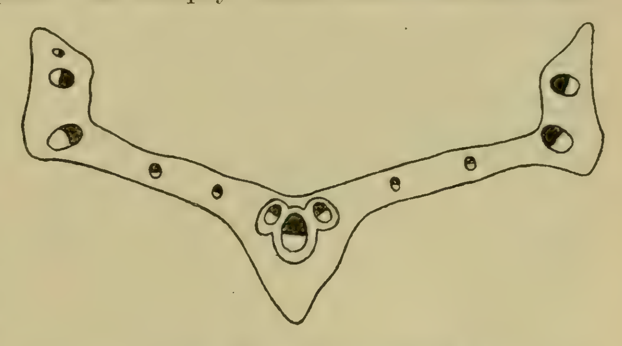


Fig. 387. *Smilax aspera.*
Querschnitt eines Laubblattes, vergr. (Nach Zweigelt.)

In ihrem Jugendzustand besitzen die Laubblätter extraflorale Nektarien, die von A. de Candolle entdeckt, von Delpino (33) genauer beschrieben worden sind. An jungen, in der Entwicklung begriffenen Sprossen endigen die noch sehr kleinen Blätter in eine kleine dunkelgrüne Anschwellung an ihrer Spitze; sie besteht aus einem drüsigen Gewebe und sondert zahlreiche kleine zuckerhaltige Tröpfchen aus. Schon frühzeitig hat dieses Nektarium seine Ausbildung beendet und wird, während das junge Blatt sich allmählich auswächst, immer unkenntlicher, stellt seine Sekretion ein und bleibt schließlich als funktionsloses und abgestorbenes Organ an der Blattspitze stehen; es zeigt also das Verhalten einer „Vorläuferspitze“ im Sinne von Raciborski. Die Sekretion hält gerade so lange an, bis die Blätter erhärtet sind und ihre Stacheln ausgebildet haben. Die Deutung Delpinos lautet dahin, daß diese extrafloralen Nektarien zum Schutz der jungen Organe gegen pflanzenfressende Insekten Ameisen anlocken, bis die Bestachelung der älteren Pflanzenteile sich ausgebildet hat und diesen Schutz übernimmt. Doch findet ein Auspressen von Flüssigkeit an den Zähnen junger Blätter bei vielen Pflanzen lediglich infolge eines erhöhten Turgordruckes statt, sodaß die ökologische Deutung solcher physiologischen Vorgänge mit Vorsicht entgegenzunehmen ist.

Die meisten Zweige blühbar gewordener Exemplare endigen mit Blütenständen. Manchmal endigt nicht nur der Zweig in einen Blütenstand, sondern

auch aus den Achseln mehrerer seiner Blätter entspringt je ein zu einem solchen sich auswachsender Seitenzweig, sodaß dann die ganze Pflanze oft mit Blüten bezw. Früchten förmlich überladen erscheint; dies kommt besonders dann vor, wenn sie sich auf einem Strauch ausgebreitet hat. Schlingt sie sich an einem Baume empor, so entwickelt sie an den Partien unterhalb der Baumkrone weniger Äste und bedeutend weniger Blütenstände. Diese stellen in der Regel schmale, über 10 cm lange oder etwas kürzere, überhängende, etwas zickzackförmig gebogene Trauben vor, deren 12 oder noch zahlreichere Äste sich zum größten Teil zu sitzenden Scheindolden auswachsen. Die blattwinkelständigen Trauben bleiben zumeist etwas kürzer, zählen etwas weniger Dolden und fast gar keine verlängerten Seitenzweige; die Endtrauben werden oft gestreckter, ihr erster oder mehrere Seitenzweige werden oft 1—3 und mehr cm lang und sind mit einigen Dolden besetzt. Einzelne Teile des Blütenstandes trocknen aber häufig ab, sodaß auch der Fruchtstand gegenüber dem Blütenstande bedeutend abgekürzt wird (Fig. 389). Manche Hochblätter der Scheindolden sind ausnahmsweise zu einem kleinen lanzettlichen Laubblatt umgebildet; gewöhnlich aber bleiben sie schuppenförmig, spitz und werden gegen das Ende der Traube verschwindend klein. Die Blütendeckblätter sind weniger als 1 mm lang, aber bleibend, bräunlich gefärbt und umgeben die Basis des Blütenstieles napfförmig. Die Blütenstiele stehen nach allen Seiten ab, sind gerade, dünn aber fest und kaum bis 1 cm lang.

Die Zahl der Blüten in einer Scheindolde beträgt von 3—4 bis zu 12 und mehr. Die Blüten sind eingeschlechtig und entwickeln sich mit Ausnahme der Wintermonate Dezember und Januar das ganze Jahr über, am reichlichsten von Ende September an. Ihr Perigon breitet sich in der Regel sternförmig aus und besteht aus 6 länglichen bis schmalen, unter 5 mm langen, einfachen, unscheinbar hellgelblich grün gefärbten, freien, rasch welkenden Blättern, die sich mit ihrer stumpfen Spitze oft nach abwärts neigen. Auch die übrigen Blütenorgane sind klein und unansehnlich; hierin stimmen die Blüten von *S. aspera* mit denen anderer immergrüner Monokotyledonen von nicht baumförmigem Wuchse an denselben Standorten überein, wie *Asparagus acutifolius* und *Ruscus aculeatus*, die ebenfalls hauptsächlich nach der Trockenperiode im Herbst, je nach der Witterung etwas unregelmäßig, zum Blühen kommen, in gleicher Weise sich sehr reichlich mit Blüten bedecken und lange Stand haltende Beeren als Früchte entwickeln.

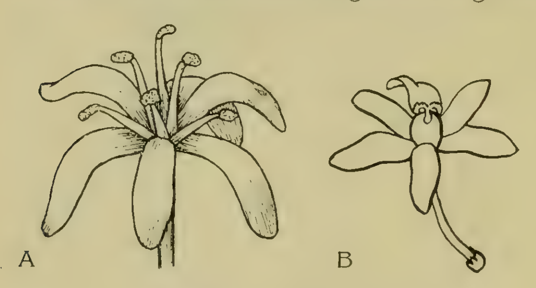


Fig. 388. *Smilax aspera.*
A Männliche Blüte, 5:1. B weibliche Blüte, vergr. (A Orig. H. Astheimer, B nach Sibthorp u. Lindley.)

Männliche und weibliche Blüten sind diözisch verteilt und unterscheiden sich voneinander (Fig. 388) nicht nur durch den Mangel der einen Art von Geschlechtsorganen, sondern auch durch die geringere Größe der weiblichen Blüten, deren oft nur glockenförmig sich ausbreitende Perigonblätter kaum 3 mm lang sind, wobei die äußeren die inneren etwas an Breite übertreffen. An den männlichen Blüten erreichen die untereinander fast ganz gleich breiten Perigonblätter eine Länge von etwas über 4 mm. Am gleichen Standort sind bald die männlichen, bald die weiblichen Blüten verhältnismäßig kürzer gestielt; die Stiele der männlichen Blüten gliedern sich leicht von der Achse ab. Die 6 schräg nach aufwärts gerichteten dünnen Staubfäden tragen an ihrer Spitze die kleinen rundlichen hellgelben Antheren, die weißlichgelben zusammenhaftenden Pollen entlassen, dessen Zellen eine warzig-

rauhe Exine besitzen; die Staubblätter sind etwa halb so lang wie die Perigonblätter. Das Pistill ist kugelig-eiförmig, rötlich gefärbt, der Griffel verschwindend kurz, die helle Narbe dreispaltig mit abstehend herabgebogenen, kurzen und etwas verdickten, papillösen Schenkeln. Das ganze Pistill ist kürzer als die Perigonblätter; es wird an seinem Grunde von 2 Kreisen von je 3 Staminodien umgeben. In den 3 Fächern des Fruchtknotens sind je 2 Samenanlagen enthalten. An den vegetativen Organen sind bisher keine Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Individuen gefunden worden.

Die männlichen Blütenstände sind wegen der größeren Zahl der Blüten und der bedeutenderen Größe des Perigones weit augenfälliger als die weiblichen, und haben einen schwachen Duft, der von Delpino (33) mit dem des Weißdornes verglichen, von anderen Beobachtern aber angenehm gefunden wird. An den im Freien beobachteten Exemplaren wurde niemals Nektar in den männlichen Blüten aufgefunden, indessen bemerkte Delpino (a. a. O.), daß an abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Blüten am nächsten Tage im Blütengrunde eine so reichliche Nektarabsonderung eingetreten war, daß der Nektar als eine Flüssigkeitsschicht den ganzen Raum zwischen den Filamentbasen einnahm; danach scheint die Trockenheit von Boden und Luft die Nektarausscheidung an den natürlichen Standorten der Pflanze zu hindern. Die weiblichen Blütenstände sind gewöhnlich kürzer und gedrungener gebaut als die männlichen, und da ihre Blüten weniger zahlreich und kleiner sind, so fallen sie weniger in die Augen; in der Umgebung des Fruchtknotens wird in den Blüten spärlicher Nektar abgesondert. Die Insektenhilfe, auf die die Blüten zu ihrer Bestäubung angewiesen sind, wird ihnen durch zahlreiche kleine *Ichneumoniden* und einige Wespen (*Polistes gallica*, *Vespa germanica*) zuteil, welche als Besucher der Blüten von Pandiani[1]) während der Tagesstunden beobachtet wurden; derselbe Autor ist der Ansicht, daß die Hauptbestäubung in der Nacht durch Nachtinsekten vollzogen werde. Bei dem oft sehr geselligen Vorkommen der Pflanze, ihrer reichlichen Blütenbildung und dem freien Hervorstehen der Staubblätter und Griffel aus den Blüten erscheint zwar die Möglichkeit von Pollenübertragung durch den Wind nicht ausgeschlossen.

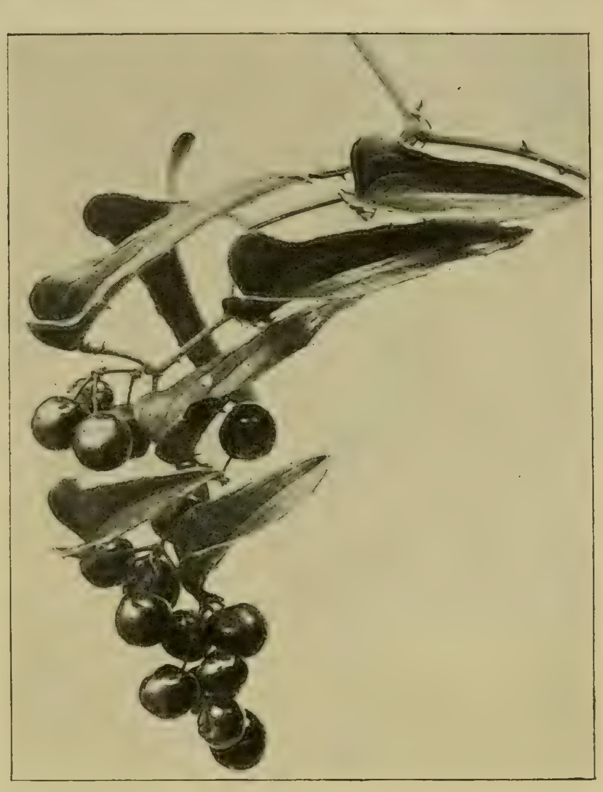


Fig. 389. *Smilax aspera*.
Fruchtzweig, in Abbazia gesammelt; 1:1.
(Orig. Photogr. von H. Astheimer.)

[1]) Pandiani, A. I fiori e gli insetti. Genova, 1904. S. 88.

spielt aber jedenfalls wegen der zusammenballenden Beschaffenheit des Pollens nur eine geringe Rolle. (33, 175).

Für ausreichenden Insektenbesuch spricht die Tatsache, daß *S. aspera* reichlich Früchte zu tragen pflegt. Sie reifen langsam und man kann das ganze Jahr hindurch Beeren finden. Im reifen Zustand (Fig. 389) ist die Beere breit kugelförmig, 5—9 mm oder mehr im Durchmesser, dunkelrot — dunkler als die ähnlichen von *Tamus communis* —, sehr glänzend und glatt. Die Schale ist derb, nicht leicht zerreißend, das dünne Fruchtfleisch fad süßlich, heller gefärbt; es löst sich zum größten Teil zu einem klebrigen Saft auf. Das Innere der Beere wird hauptsächlich von den 3 (in kleinen Beeren zuweilen nur 2) Samen eingenommen, die im Dreieck dicht aneinander stoßen, sodaß die Beere beim Eintrocknen eine dreikantige Gestalt annimmt. Solche eingetrocknete Beeren erscheinen durch die faltige Fruchtschale fast schwärzlich; doch wird aus Südistrien auch eine Rasse *S. nigra* Willd. mit schwarzen Früchten angegeben, die (nach 4) sonst noch in Portugal, Südspanien, Sizilien und Griechenland vorkommt. Im Herbar werden jüngere Beeren gern schwarz. Der Same ist länglich-kugelig bis breit-eiförmig, ein- oder zweiseitig abgeplattet, 3—4 mm lang, hell rötlichbraun, glänzend, fein getüpfelt, mit einer weißlichen kleinen Spitze, von sehr hart knorpeliger Beschaffenheit, innen weißlichgrau schimmernd; er enthält einen weißlichen, kaum etwas gebogenen Keimling, der nur wenig kürzer ist als der ganze Same.

Auch durch ihre Beerenfrüchte schließt sich *S. aspera* jener bedeutenden Anzahl der typischen mediterranen immergrünen und mit Beeren oder doch etwas fleischigen Früchten ausgerüsteten Arten an, die als Vorkämpfer in der Besitznahme kahlen Geländes eine führende Rolle spielen: außer dem schon genannten *Myrtus communis* namentlich *Rubia peregrina*, *Hedera helix*, *Rosa sempervirens*, *Asparagus acutifolius*, *Ruscus aculeatus*, *Lonicera implexa*, *Juniperus oxycedrus*, *J. rufescens*, *J. phoenicea* und mehr im Süden *J. macrocarpa*, lauter auch gegen Weidetiere mehr oder minder gewappnete Arten, zu denen noch einige größere Sträucher, wie *Pistacia*, *Viburnum tinus*, *Arbutus unedo* u. a., kommen. Rechnet man hinzu, daß im mediterranen Landschaftsbild größere beerentragende Monokotyledonen sich mehr geltend machen als weiter im Norden, so muß man annehmen, daß der Verbreitung durch fleischige Früchte im Mediterrangebiet eine erhöhte Bedeutung zukommt.

18. Familie. **Dioscoreaceae.**

(Bearbeitet von W. Brenner.)

Wichtigste spezielle Literatur.[1])

1. Ascherson, P. und Graebner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 3. 1905—1907. S. 435—438.
2. Baillon, H. Dissémination des graines du Tamus communis. Bull. mens. de la soc. Linnéenne de Paris. 1882. S. 334.
3. Baranetzki, J. Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. VII. sér. Bd. 31, 1883.
4. Beck von Mannagetta, G. Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder. Die Vegetation der Erde. Bd. 4. 1901.
5. Bokorny, Th. Über die durchsichtigen Punkte in den Blättern. Flora, Bd. 65.
6. Brenner, W. Zur Biologie von Tamus communis L. Verh. der naturf. Ges. in Basel. Bd. 23, 1912.

[1]) Vergl. die allgemeine ökologische Literatur Bd. I, Abt. 1. S. 24 ff., im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert.

7. Bucherer, E. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Dioscoreaceen. Bibliotheca botanica Nr. 16. Cassel 1889.
8. Correns, C. E. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von Dioscorea. Sitz.-Ber. d. math. natw. Klasse d. Kais. Ak d. Wiss. in Wien. Bd. 97, I. 1889. S. 651.
9. Darwin, Ch. Die Bewegungen u. Lebensweise der kletternden Pflanzen. Stuttg. 1876.
10. Dutrochet, R. J. H. Observations sur la forme et la structure primitive des embryons végétaux. Nouv. Ann. du Muséum. Paris 1835. Bd. IV, S. 165.
11. Falkenberg, M. Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen. Stuttgart 1876.
12. Gardiner, W. and Hill, A. W. The histology of the Endosperm during germination in Tamus communis and Galium tricorne. Proc. of the Cambridge Philos. Soc. Vol. 9, 1902. S. 445.
13. Gentner, G. Über die Vorläuferspitzen der Monokotylen. Flora. Bd. 95, 1905. S. 327—383.
14. Germain de St. Pierre, E. Germination du Dioscorea Batatas comparée à celle du Tamus communis. Bull. soc. Bot. de France. IV. 1857.
15. Goebel, K. Morphologische und biologische Bemerkungen. 16. Die Knollen der Dioscoreen etc. Flora, Bd. 95, 1905.
16. Gradmann, R. Das Pflanzenleben der schwäbischen Alb. Tübingen 1898.
17. Grüß, J. Studien über Reservecellulose. Bot. Centralbl. Bd. 70, 1897. S. 242.
18. Harsten, M. Sur la substance des baies rouges. Compt. rendus 1873. I.
19. Hegi, G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. 2, S. 281.
20. Jungner, J. R. Bidrag till kännedomen om anatomien hos familjen Dioscorea. Sv. V. Ak. Bidr. Bd. 13. Abt. 3. Nr. 7. 1888.
21. Kohl, F. G. Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 15, 1884.
22. Leclere du Sablon. Sur le tubercule du Tamus communis. Rev. gén. de bot. Bd. 14, 1902. S. 145.
23. Lindinger, M. Die Nebenblätter von Tamus. Mitt. Bayr. Bot. Ges. Nr. 30. 1904.
24. Mohl, H. von Der Mittelstock von Tamus Elephantipes. Verm. Schr. S. 186.
25. Nägeli, C. Beitr. z. wiss. Botanik. 1. Heft. Leipzig 1858.
26. Pax, F. Dioscoreaceae. In Engler und Prantl. Natürl. Pfl.-Familien. Bd. 2, Abt. 5. S. 130—137.
27. Payer, J. B. Traité d'organogénie comparée de la Fleur. Paris 1857.
28. Pirotta, R. und Buscalioni, L. Sulla presenza di elementi vascolari multinucleati nelle Dioscoree. Annuar. del R. Ist. botan. di Roma. Vol. 7, 1898.
29. Preuß, P. Die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und der physiologischen Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster. Diss. Berlin 1885.
30. Queva, C. Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Thèse. Lille 1894.
31. — — Caractères anatomiques de la feuille des Dioscorées. Compt. rendus 1893.
32. — — Le tubercule de Tamus communis. Assoc. franç. p. l'avanc. des sc. C-R. de la 22. sess. à Besançon. 1893. Paris 1894.
33. Raciborski, M. Über die Vorläuferspitze. Flora. Bd. 87, 1900. S. 1—25.
34. Schablowsky, F. Medicamente und Heilmittel, die in Abchasien etc. benutzt werden. Nr. 41 des Medic. Sammlers der Kais. kauk. Med. Ges. Tiflis 1886.
35. Schwendener, S. Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. Kgl. preuß. Ak. d. Wiss. zu Berlin. Dez. 1881.
36. Solms-Laubach, Graf H. zu. Über monocotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. Bot. Ztg. 1878. 36. Jahrg. S. 66.
37. Uline, E. B. Eine Monographie der Dioscoreaceae. Englers bot. Jahrb. Bd. 25, 1898, S. 126.

38. Walliczek, H. Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 25, 1893.
39. Westermaier, M. Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 14, 1883.
40. Wortmann, J. Theorie des Windens. Bot. Ztg. 1886.
41. Wydler, H. Morphologische Mitteilungen. Flora 1863. S. 101.

1. Gattung. **Tamus L. Schmerwurz.**

1. Tamus communis L. Gemeine Schmerwurz.

In mehrfacher Hinsicht ist die Schmerwurz oder schwarze Zaunrübe eine eigenartige Erscheinung unserer Flora. In Tracht und Lebensweise eine typische Liane mit krautigen oberirdischen Organen, vertritt sie die sonst vorwiegend tropische Familie der *Dioscoreaceen* und in gewisser Hinsicht auch die ganze Sippe der Schlinggewächse in überaus prägnanter Weise. Durch die Raschheit und Üppigkeit ihres Wuchses, durch die Sattheit der Farben ihrer Blätter und Früchte verleiht sie den Örtlichkeiten, die sie bewohnt, einen gewissen fremdartigen und malerischen Reiz.

Die Nervatur der *Dioscoreen*-Blätter, manche anatomischen Eigentümlichkeiten und das scheinbare Vorhandensein eines zweiten Keimblattes veranlaßte frühere Forscher, die Familie, zu der *Tamus* gehört, in die Nähe der *Aristolochiaceen*, zwischen Monokotylen und Dikotylen zu stellen. Wenn sich dies auch als unrichtig erwiesen hat, so verrät doch erst die Kenntnis ihrer Blüten und das genaue Studium der Keimentwicklung deutlich den monokotylen Charakter der Pflanzen.

Nach Pax (26) stehen sie zu den *Amaryllidaceen* in einem ähnlichen Verhältnis wie die ihnen äußerlich vielfach gleichenden *Smilaceae* zu den *Liliaceen*. Trotz einer im einzelnen weitgehenden Verschiedenartigkeit in der Ausbildung der Organe ist die Gattung *Tamus* seit Linné nicht in ihrer Umgrenzung geändert worden, und auch die Scheidung der zwei Arten (*T. communis* und *T. edulis*) hat zu keinerlei Streitfragen Veranlassung gegeben. In Mitteleuropa kommt nur der typische *Tamus communis* vor, während im SO. Europas, besonders in Istrien, Banat und Siebenbürgen eine Varietät (*T. cretica* Boiss.) getroffen wird, die sich aber nur unwesentlich von ihr unterscheidet. Flahault (Mitteilung) hält daher *Tamus* für ein Tertiärrelikt, das wie viele dieser Organismen nicht oder kaum variabel ist; auch Beck von Mannagetta (4) nimmt für die Pflanze alttertiären Ursprung an.

Ökologisch charakterisiert sich *Tamus* als autotrophe mesophytische Bodenpflanze, indifferent gegen Kalk, mit perennierendem geophilen Speichersproß, windenden einjährigen Lichtsprossen und unauffälligen, diözisch verteilten, durch Insekten bestäubten Honig- und Pollenblüten.

Unter allen Schlingpflanzen erreicht *Tamus* die höchste geographische Breite (**109**). Das Gebiet der Art umfaßt beinahe sämtliche Mittelmeerländer. Im Osten geht sie durch Kleinasien und die Kaukasusländer bis Persien und findet dabei ihre Nordgrenze im mittleren Ungarn und am Alpenwall. Im Süden bewohnt sie die Gebirge Nordafrikas in Marokko, Algier, Tunis, fehlt aber in Ägypten. Im Westen reicht sie bis zu den Kanaren und macht einen Vorstoß weiter nach Norden: durch Frankreich erreicht sie die Schweiz, das Rheintal, Belgien und England; sie fehlt dagegen in Schottland und merkwürdigerweise auch in dem ozeanischen Irland (C. E. Moss, schriftlich). Mit ganz wenigen Ausnahmen (Vorarlberg, Lindau, Laimnau, Überlingen, Schaffhausen, Basel) bildet in Mitteleuropa der Rhein eine scharfe Grenze nach Osten. (Fig. 390). H. Christ (19) sagt über die Ausstrahlung der Pflanze nach der Schweiz: „Es ist klar, daß der *Tamus* ursprünglich mediterran, dann aber über die Westflanke, wie so manche andere Arten, unter dem Schutz des ozeanischen Klimas nach Norden

gedrungen, schließlich östlich bis in die Schweiz gewandert und — was bis jetzt einzig dasteht — sich ganz allgemein durch unsere gesamte untere Buchenzone verbreitet hat". In der Tat, das ist das auffälligste an der Schmerwurz, daß sie auch an diesen nördlichen, von ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet so verschiedenen Standorten allem Anschein nach durchaus nicht an Lebenskraft eingebüßt hat, daß sie sogar an geeigneten Stellen hier eine Üppigkeit erlangt, die selbst in den Mittelmeerländern nicht stets erreicht und wohl nur im westlichen Kaukasus übertroffen wird. Auch die vertikale Verbreitung der Pflanze zeigt, wie sehr sie sich in unserem Gebiete eingebürgert hat. Während sie im Süden vom Meeresniveau kaum bis zur mittleren Bergregion (**109**) ansteigt und vor allem in der Zone

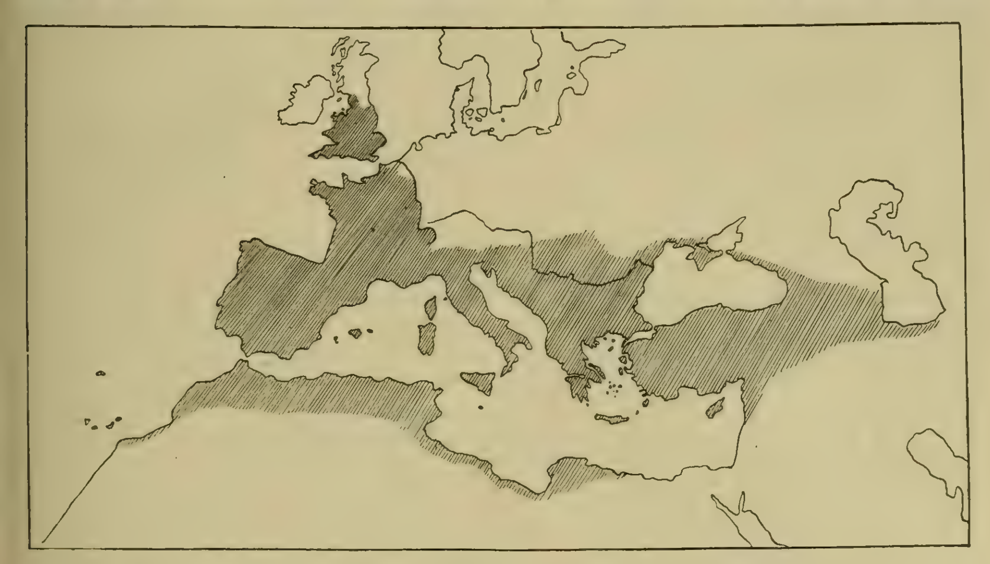


Fig. 390. *Tamus communis.* Verbreitungsgebiet (schraffiert). (Orig. B.)

von *Quercus suber* und *Qu. ilex* häufig ist (Mitteilung von Flahault), erreicht sie in der Schweiz eine Höhe von 800—1000 m (Rigi, Hasliberg); im Wallis bis 1100, in Tirol bis 1300 m.

Die wichtigsten äußeren Bedingungen voller Entwicklung der Schmerwurz sind Schatten, Bodenfeuchtigkeit und ein lockeres, wenn auch steiniges Erdreich. Im Süden bevorzugt sie den weniger durchlässigen kalkarmen Boden, bei uns gedeiht sie im Gebiet geschichteten Gesteins besonders gut auf Gehängeschutt in der Nähe fließenden oder sickernden Wassers und auf eigentlichen Quellhorizonten. Gradmann (16) zählt darum auch *Tamus* zu den Typen des sog. Kleebwaldes, bewaldete Steilhalden, deren Fuß von Wasser bespült und auf deren krümeligem Erdreich sich keine zusammenhängende Laubdecke ansammeln kann. Nach Hegi (19) gedeiht er besonders üppig in der Föhnzone, unter dem die Temperatur ausgleichenden Einfluß großer Wasserflächen, verhält sich also in dieser Beziehung ähnlich wie *Cyperus longus.* Er meidet stagnierendes Wasser und sucht daher in regenreichen Gegenden deutlich die den Regenwinden abgewandte Seite, bei uns also die nach NO bis SO offenen Waldränder auf. Oft ist das Überspringen anders orientierter Gelände recht auffällig. Im vollen Waldschatten verkümmert er meist, aber ebensowenig sagt ihm das volle Tageslicht auf die Dauer zu; im Schatten der Feigenbäume, wo Mittags nur eine relative Lichtintensität von $^1/_8$—$^1/_5$ herrscht, sah Beck von Mannagetta (4) in den illyrischen Ländern die Schmerwurz noch zur Blüte kommen. Dies alles, sowie auch die Schwierigkeit, die Pflanze

dauernd in offenen Gärten zu kultivieren, zeigt, daß sie Licht und Wasser gegenüber durchaus nicht indifferent ist, daß sie im Gegenteil ein ganz bestimmtes mittleres Maß von beiden zu ihrem Leben bedarf. Wie alle Schlingpflanzen verlangt auch *Tamus* geeignete Stützen zum Aufrichten der Lichtsprosse. Da er aber wie die Mehrzahl dieser Gewächse nur Stützen mäßiger Dicke zu umwinden vermag, ist er auf das Zusammenleben mit Sträuchern und damit wieder auf den Laub- oder Mischwald, vor allem den Rand desselben angewiesen. Es mag mit klimatischen Faktoren zusammenhängen, daß auch bei uns häufig die Eiche ihm Schatten spendet. Im Unterholz des durch *Quercus sessiliflora* und *Qu. cerris* charakterisierten bosnischen Eichenwaldes, welches hauptsächlich aus *Juniperus communis, Corylus avellana, Cotinus coggygria, Acer tataricum, Cornus sanguinea, Rosa repens, Prunus spinosa, Cytisus nigricans* und *Ligustrum vulgare* besteht, ist *Tamus communis* neben *Clematis vitalba* und *Rubus hirtus* das herrschende Schlinggewächs; im Lorbeerwald der Quarneroküsten, dessen Unterholz aus *Carpinus orientalis, Ficus carica, Paliurus aculeatus, Cotinus coggygria, Coronilla emeroides, Fraxinus ornus, Ruscus aculeatus* u. a. gebildet wird, finden sich von Schling- und Kletterpflanzen besonders *Tamus communis, Smilax aspera, Asparagus tenuifolius, Hedera helix, Rubus ulmifolius* (4). Neben den immergrünen kletternden Arten, wie *Smilax aspera, Rosa sempervirens, Rubus ulmifolius* und *Rubia peregrina*, ist von sommergrünen in der Macchia der adriatischen Küstenländer wiederum *Tamus communis* neben *Clematis vitalba, Lonicera implexa, Rubus discolor* u. a. vertreten, und in der dalmatinischen Felsenheide nimmt unsere Art, ähnlich wie einige andere Schlinggewächse, eine ganz abweichende Tracht dadurch an, daß sie, der Stützen entbehrend und immer wieder sich selbst ergreifend, ineinander gewundene Knäuel bildet (4). Im „*Ornus*-Mischwald" der Balkanländer (Serbien, Altserbien, Bulgarien, Ostrumelien, Nordthrazien und Nordmazedonien), in dessen mediterraner Fazies als dominierende Leitpflanzen die Mannaesche (*Fraxinus ornus*), die Flaumeiche (*Quercus lanuginosa*), die orientalische Hainbuche (*Carpinus orientalis*), Silberlinde (*Tilia alba*) und Nußbaum (*Juglans regia*) herrschen, findet sich *Tamus* neben *Clematis vitalba, Hedera helix, Vitis silvestris, Clematis viticella, Calystegia silvatica, Smilax excelsa, Periploca graeca, Asparagus verticillatus, Marsdenia erecta* und *Cynanchum acutum*; auch in dem einzigen spontanen Roßkastanienwald der mösischen Länder bei Preslao im östlichen (Derven-) Balkan wird *Tamus* neben *Clematis vitalba, Hedera helix* und *Calystegia sepium* als Liane erwähnt. Die „Sibljak-Formation", jenes Buschwerk der mediterranen und angrenzenden Länder, welches aus verschiedenen sommergrünen Sträuchern zusammengesetzt ist und die Abhänge der Hügel und niederen Berge bedeckt, beherbergt in dem „gemischten Typus" *Tamus* neben *Clematis, Humulus, Vitis, Periploca, Bryonia, Smilax erecta* und *Asparagus acutifolius*. Die Eichenwälder der Balkanländer bewohnt er mit *Clematis, Vitis, Hedera, Rubus caesius, R. hirtus* und *Astragalus glycyphyllus*; ebenso die Wälder der Edelkastanie und die Hecken[1]). In den Kaukasusländern belebt *Tamus* die Laubwälder des pontischen Gebirges (Lasistan) und die kolchischen Laubwälder[2]). Auch in der typischen mediterranen Macchie fehlt er nicht und findet sich z. B. auf Elba bei Porto Ferrajo, auf Korsika bei Bonifacio (leg. Rikli).

Same (Fig. 391, 392). Die beinahe kugelrunden, in mehrsamigen Früchten sich gegenseitig abplattenden Samen haben in trockenem Zustand einen Durchmesser von 3—3,5 mm. Sie sind rötlich bis dunkelbraun gefärbt und ihre Ober-

---

[1]) Adamovic, L. Die Vegetatiosverhältnisse der Balkanländer. Die Vegetation der Erde. Bd. 11. Leipzig 1909. S. 142, 157.

[2]) Radde, G. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern. Leipzig 1899. S. 120, 139.

fläche erscheint entweder glatt oder äußerst fein chagrinartig gerillt. Das Mikropylenende (Fig. 391 m), auf das feine Linien konvergieren, ist durch einen schwarzen, von hellerem Hof umgebenen Punkt, das Chalazaende (ch) durch einen ebenfalls dunkler gefärbten Höcker gekennzeichnet. Von letzterem aus verläuft bis unmittelbar vor die Mikropyle die als heller Strich auffallende Raphe (r). Die Testa liegt dem Samen dicht an (25). Sie besteht aus einer Reihe von z. T. als wirksame mechanische Schutzmittel fungierenden Zellagen, die sich bei Behandlung mit Jod und Schwefelsäure verschieden färben. Die äußerste Schicht (Fig. 392 a und b), nur mäßig verdickt, zeigt vollkommene Cellulosereaktion, darauf folgen Reste

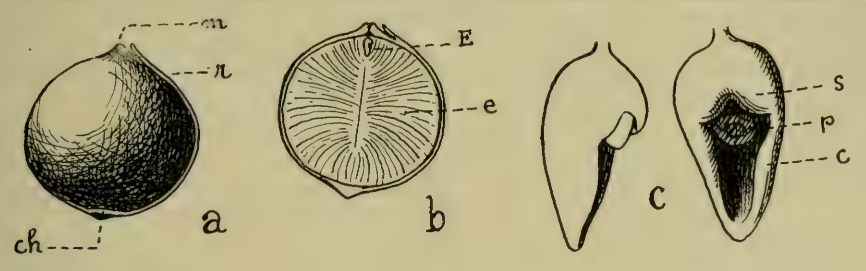


Fig. 391. *Tamus communis.*
a Same 6:1; m Mikrophyle, r Raphe, ch Chalaza. b Derselbe im Längsschnitt, 6:1; E Embryo, e Endosperm. c Embryo, 35:1; s Kotyledonarscheide, c Kotyledon, p Knöspchen. (a, b Orig. B., c nach Solms-Laubach.)

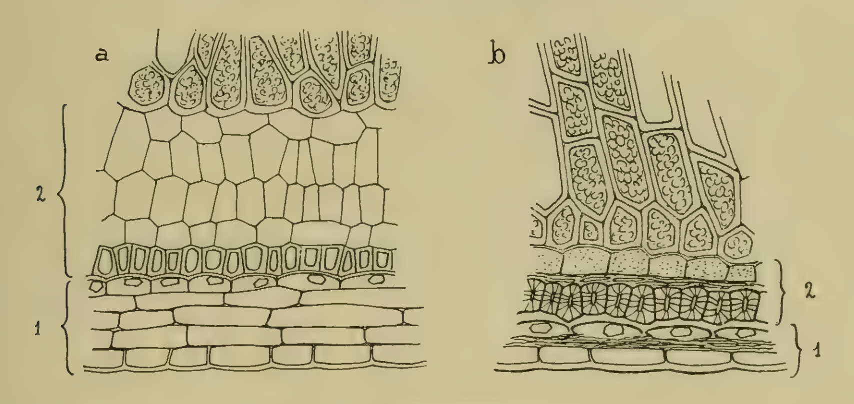


Fig. 392. *Tamus communis.*
Querschnitt durch die Samenschale mit angrenzendem Endosperm, a eines unreifen, b eines reifen Samens, 100:1. 1 Schichten des äußeren, 2 des inneren Integumentes. (Orig. B.)

kollabierter Zellen und eine Lage großer kristallführender, an ihrer Innenwand stark verdickter und kutinisierter Elemente. Sie alle (Fig. 392 a und b 1) gehören zum äußeren Integument. Das durchweg braun gefärbte innere Integument (Fig. 392 a und b 2) zeigt eine Reihe kubischer, stark verdickter und auch getüpfelter Zellen und 1—4 Lagen im reifen Samen teilweise zusammengefallener dünnwandiger Elemente. Das Nährgewebe ist im trockenen Samen beinhart und besteht aus dickwandigen, in den äußeren Partien radial verlängerten, dicht mit Aleuronkörnern angefüllten Zellen, die bogenförmig gegen eine vom Embryo zur Chalaza hinziehende Linie konvergieren (Fig. 391 b). Die Embryohöhle liegt unmittelbar unter der im Gewebe der Testa noch sichtbaren Mikropyle und wird vollkommen von dem birnförmigen

winzigen Embryo ausgefüllt. Die eben der Frucht entnommenen Samen haben ein durchschnittliches Gewicht von 45, die trockenen von nur 21 mg; werden sie in Wasser gelegt, so steigt ihr Gewicht nach 3 Tagen wieder auf 29, nach 6 Tagen auf 33 mg, wobei gleichzeitig der Durchmesser von 3,2 auf 3,8 mm vergrößert wird. Die Dicke und Härte der Testa sowie die Konsistenz des Endosperms schützt den Samen wirksam gegen mechanische Einwirkung (135) und gegen Verdauung durch beerenfressende Vögel. Letztere ziehen es allerdings meist vor, das Fruchtfleisch allein ohne die Samen zu genießen.

Keimentwicklung. (Fig. 393). Die Entwicklung des eigenartig gebauten Embryos ist von Solms-Laubach (36) genau studiert worden (Fig. 391 c). Das

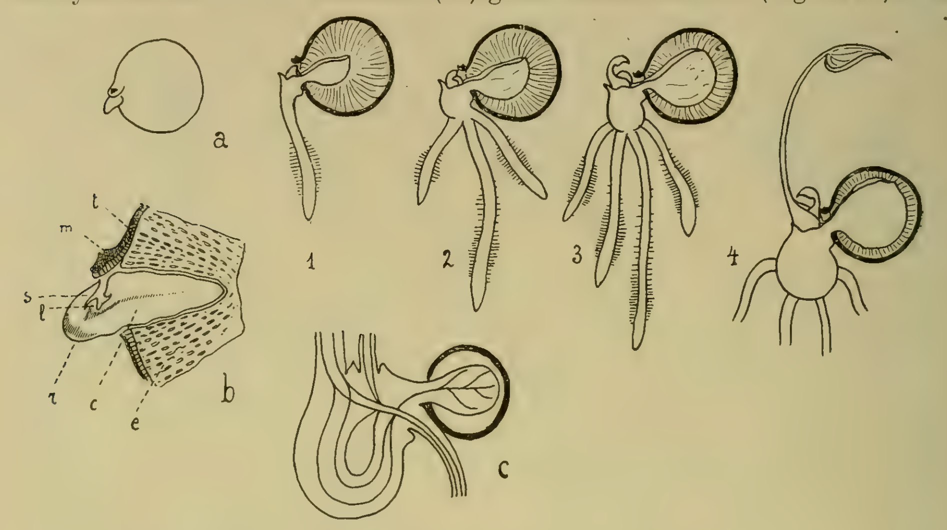


Fig. 393. *Tamus communis.* Keimung.
a Keimender Same , Emporheben des Deckelchens mit der Mikrophyle durch das Keimwürzelchen, 5:1. b Querschnitt desselben mit dem Embryo, 30:1; t Samenschale, m Mikrophyle, s Kotyledonarscheide, l erstes Blatt, c Kotyledon, r Würzelchen, e Endosperm. c Schema der Beziehungen der Gefäßbündel der Knolle zu den Gefäßbündeln des Keimblattes, des Hypokotyls und des Haupttriebes, 5:1. 1—4 Entwicklung des Keimlinges, etwas schematisch, 5:1. (a und b nach Gardiner und Hill, c nach Queva, 1—4 Orig. B.)

Keimblatt umhüllt den Embryo — eine Ausnahme unter den Monokotyledonen — nur unvollständig (37). Es zeigt eine deutliche Scheide, die an der Vorderseite zu einem kleinen, in der Mediane tief eingeschnittenen Lappen ausgezogen ist (s), der den Anschein eines zweiten Kotyledons erweckt (10). Der Vegetationspunkt entsteht früh und fast scheitelständig; er wird erst durch die Entwicklung des Kotyledons aus dieser Lage herausgedrängt (36). Die Samen sind schwer zur Keimung zu bringen, nach Uline (37) erst nach 1—2, nach Bucherer (7) nach 2—3 Jahren. Ich kann diese Angaben bestätigen; nur in einem Fall keimten sie mir schon nach 5 Monaten in feucht und warm gehaltenem Fließpapier. Bei der Keimung sprengt die Radicula durch Druck von innen eine halbkreisförmige Schuppe der Testa rings um die Mikropyle los (Fig. 393 a und b), hebt diese wie ein Deckelchen auf und wächst heraus, bald gefolgt von der seitlichen Plumula, welche von der Kotyledonarscheide bedeckt und geschützt ist (Fig. 393 b) (12). Nachdem die Primärwurzel eine gewisse Länge erreicht hat, entwickelt sich aus der allmählich vertrocknenden Scheide heraus das erste Blatt, das dem im Samen eingeschlossen bleibenden Kotyledon gegenübersteht. (7) (Fig. 393, 1—4). Die Spitzen der jungen

Blätter sind reich mit vielzelligen Haaren versehen, deren Zellen Öl enthalten (12), und an ihrer Spitze scharf übergebogen. Ihre Entwicklung geht sehr langsam vor sich. In der Regel werden in der ersten Vegetationsperiode nur 1, seltener deren 2 ausgebildet, die auf langem Stiel eine kleine, rundlich-herzförmige Spreite von 3—4 cm Durchmesser tragen (Fig. 399), im übrigen aber manchen Blättern erwachsener Pflanzen durchaus ähnlich sind. Schon das erste Blatt stellt seine Fläche in scharfem Winkel zum Blattstiel in günstige Lichtlage ein. Noch bevor es jedoch vollständig ausgebildet ist, zeigt sich schon die erste Anlage des persistierenden Organs, der Knolle. Das Gewebe an der Verbindungsstelle des ersten Blattes mit dem Keimblatt vergrößert sich rasch (Fig. 393, 1—4) und hat am Ende des ersten Jahres ein meist kugelrundes, zuerst hellbraunes, später durch reichlichere Korkbildung dunkelbraun erscheinendes Organ erzeugt, das an Größe fast genau der noch bis in die nächste Vegetationsperiode hängen bleibenden Samenschale gleichkommt. Queva (30, 32) bezeichnet es als das Resultat einer Hypertrophie der Außenseite des Hypokotyls und der zwei ersten Internodien des Haupttriebs. Da die Anlage der Knolle schon beginnt, bevor eine zur Assimilation befähigte Spreite vorhanden ist, ist (12) anzunehmen, daß in ihr das Reservematerial des Endosperms z. T. gleich wieder in Form von Speicherstärke angehäuft wird. Die Knolle erhält darum auch gleich Gefäßbündel, welche mit dem Gefäßbündelring des sehr kurzen Hypokotyls und dadurch auch mit dem Gefäßbündel des Keimblattes in Verbindung stehen. (Fig. 393, c). Die Primärwurzel wird durch die an Größe zunehmende Knolle zur Seite gedrängt und schon im Verlauf des ersten Jahres durch kräftige, am Speicherorgan endogen entspringende Adventivwurzeln ersetzt. Durch Verkürzung dieser letzteren wird (nach 12) die junge Knolle, die oft zunächst vollkommen oberflächlich liegt, tiefer in den Boden gezogen. Alle diese Teile der Keimpflanze sind, in ihrer ersten Anlage wenigstens, das Resultat der Stoffwanderung aus dem Samen. Gardiner und Hill (12) beschreiben die Art des Abbaus des Sameneiweißes in ausführlicher Weise. Die Zellwände der aleuronhaltigen Zellen des Endosperms bestehen aus einer Art Reservezellulose, die ähnlich der von Grüß (17) für die Samen von *Phoenix* beschriebenen ist, also aus einer vermutlich Galaktan und Mannan enthaltenden Hemizellulose. Ein diastatisches Ferment dringt schrittweise von dem sich nach und nach vergrößernden Kotyledon aus in die benachbarten Endospermzellen ein und wirkt hier vom Zellumen aus den erst kaum sichtbaren Tüpfelkanälen entlang gegen die Mittellamelle, an welcher Stelle es am meisten Aktivität gewinnt, rasch die Wand zersetzt und so allmählich sich vergrößernde Höhlungen erzeugt. Die Fermentwirkung ist in einem gegebenen Zeitpunkt beschränkt auf eine schmale Zone von 3—4 Zellen Tiefe. Zuletzt füllt das Keimblatt den ganzen Raum aus, der vorher vom Endosperm eingenommen war, und damit übernimmt das inzwischen ausgebildete Blatt allein die Ernährung und weitere Ausbildung der Pflanze.

Knolle (Fig. 394—397). Ist die Knolle schon hinsichtlich ihrer morphologischen Natur ein eigenartiges Gebilde, so zeigt ihre weitere Entwicklungsgeschichte noch viel auffallendere Verhältnisse. Da sie im ausgewachsenen Zustande, in einer Tiefe von 20—30 cm unter der Bodenoberfläche geborgen, die Pflanze von Jahr zu Jahr allein weiter erhält, kann man an ihr auch am besten einen Maßstab für das Alter eines bestimmten Individuums gewinnen. Die Vergleichung zahlreicher Knollen und die Erfahrungen bei der Kultur junger Pflanzen ergeben, daß Jahrzehnte alte Exemplare durchaus keine Seltenheiten sind, ja, daß normalerweise die Schmerwurz gewiß wenigstens 20—30 Vegetationsperioden erleben dürfte und theoretisch zu unbegrenztem Weiterwachsen befähigt ist. Ich habe mehrfach Knollen von nahezu 60 cm Länge und 15—25 cm Dicke, mit einem Gewicht von 10—13 kg getroffen. Die oft abenteuerlichen, einem knorrigen Astgeflecht gleichenden Gebilde (Fig. 395, 4) entstehen auf folgende Art. Aus dem im ersten Jahr

kugeligen Knöllchen wird in der zweiten Vegetationsperiode infolge der Tätigkeit eines unten liegenden Vegetationspunktes und durch gleichzeitiges Dickenwachstum ein ovales oder bohnenförmiges Organ (Fig. 394). Äußerlich ist die Zuwachszone desselben an einer helleren bis fast weißen Färbung des jungen Periderms zu erkennen, das deutlich gegen den rissig werdenden braunen Korkmantel des vorangegangenen Jahres absticht. Auf dem Längsschnitt (7) und häufig auch auf dem Querschnitt unterscheidet sich bisweilen das Zuwachsgewebe in ähnlicher Weise von den alten Partien der Knolle, ohne daß freilich die hier beobachtete Abtönung von weiß, gelb und grau ein scharfes Bild von Jahresringen wiedergeben würde.

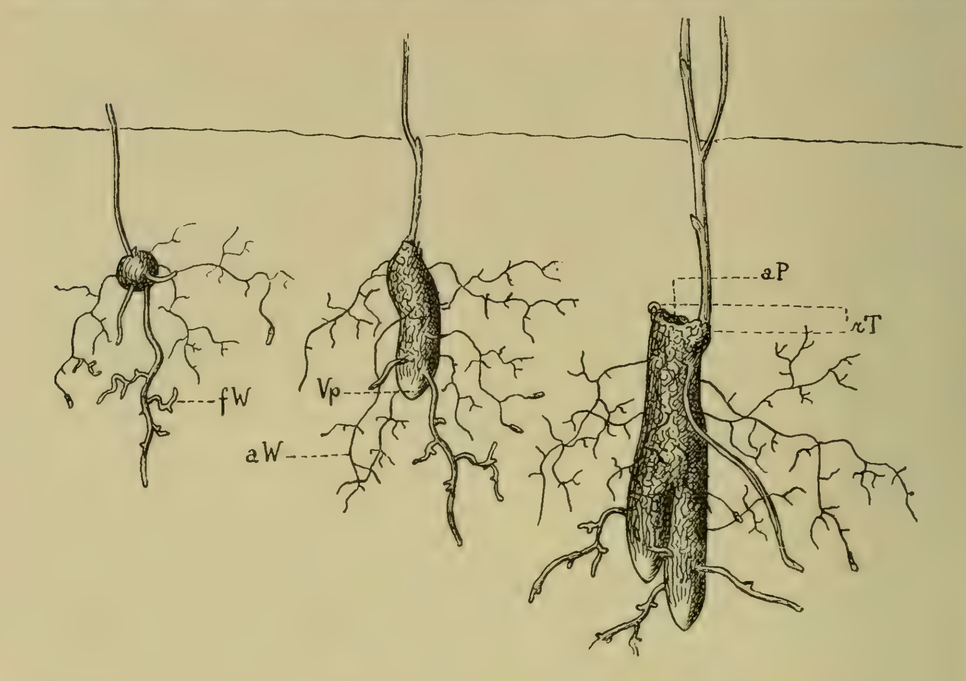


Fig. 394. *Tamus communis.*
Entwicklung der Knolle im 1., ca. 3. und ca. 6. Jahr, 1:1. Vp Vegetationspunkt der Knolle, aP abgestorbene Partie, rT regenerierte Triebe, fW frische Wurzel, aW alte Wurzel. (Nach Brenner.)

In den nächsten Jahren nimmt die Knolle allmählich an Länge und in geringerem Grade auch an Dicke zu, jedoch so, daß die tiefer liegenden, also jüngeren Partien dicker sind als die nahe der Erdoberfläche liegenden älteren. Diese letzteren erfahren im Verlauf der Zeit, offenbar durch Witterungseinflüsse, häufig Schädigungen und werden teilweise zerstört (Fig. 395, 1 bei a, 2; Fig. 396, 1 und 2). Allmählich rückt das obere Knollenende tiefer in den Boden hinein, bis man es bei alten Stöcken erst in der geschützten Tiefe von 20—30 cm antrifft. Bei der Gewinnung dieser Normalbodentiefe spielt nur in den ersten Jahren die schon erwähnte Verkürzung der Wurzeln eine Rolle. Später kann sie schon deswegen nicht mehr zur Wirkung gelangen, weil, wie schon Bucherer erwähnt, die Wurzeln älterer Knollen meist wagrecht, bisweilen sogar schräg aufwärts, nach meinen Beobachtungen unregelmäßig nach allen Richtungen hin verlaufen. Hier sorgt das Absterben der oberen Knollenpartie für dauernde Innehaltung des zusagenden Niveaus. Bei älteren Exemplaren ist deshalb die Krone stets breit und mehrköpfig (Fig. 395, 4) d. h., sie besitzt nicht mehr den primären, sondern 2—6 adventive Vegetationspunkte,

die sämtlich an der Peripherie liegen. Eine derartige Entwicklung der Knolle setzt natürlich eine weitgehende Regenerationsfähigkeit voraus, die sich denn auch leicht durch Versuche nachweisen läßt. Werden abgebrochene Knollenstücke in die Erde gesetzt, so entstehen unter geeigneten Umständen schon nach 3 Wochen sowohl neue Wurzeln als neue Stammvegetationspunkte (Fig. 396, 1—3), die ersteren am ursprünglich unteren, die letzteren, wie dies schon Goebel (14) für *Dioscorea* erwähnt, auch bei verkehrt eingepflanzten Stücken, am ursprünglich oberen Rand. Die Anlage der Adventivknospen geschieht leichter an Bruchstücken der oberen Knollenpartie als an solchen der Basis und vollzieht sich nach meinen Beobachtungen nur während der Herbst- und Wintermonate, da auch normalerweise die

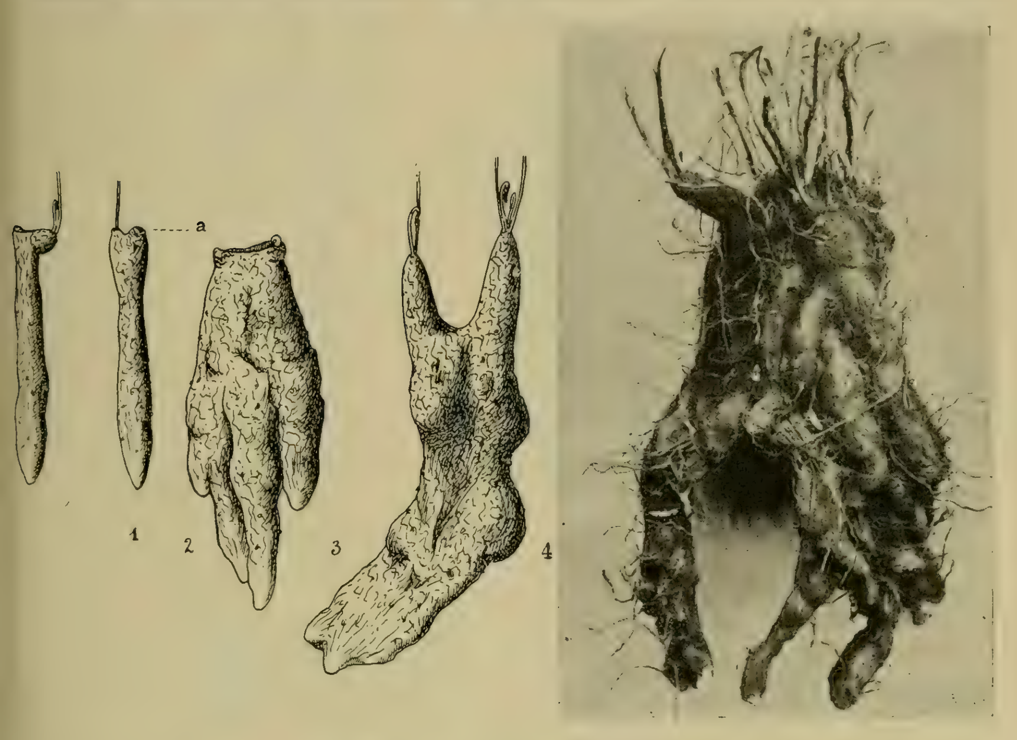


Fig. 395. *Tamus communis.*
5—30 jährige Knollen, 1—3 nach Entfernung der Wurzeln. 1 Unverzweigte jugendliche Knolle, der ursprüngliche Vegetationspunkt am Gipfel ist abgestorben (bei a), daneben Adventivbildung, 1:1. 2 Ältere Knolle mit abgebrochener Spitze, Beginn der Adventivbildung am Rande, 1:1. 3 Ca. 12 Jahre alte Knolle mit anormalem Wachstum, mit fußartiger Verbreiterung infolge Anstossens an eine Gesteinsplatte, oben mit hornartig ausgewachsenen Adventivbildungen, 1:1. 4 Ca. 30 jährige Knolle, untere Äste z. T. abgebrochen, am Standort einen Stein umklammernd, 1:9. (Orig. B.)

Bildung der jungen Triebe vor sich geht. Im Frühling und Sommer findet auch an versetzten Bruchstücken nur eine Streckung der basalen Teile und eine Neubildung von Wurzeln statt. Die regenerierten Stammvegetationspunkte bilden stets eine höckerartige Hervorwölbung am Knollenrand und können unter Umständen zu hornartigen Ästen auswachsen, wenn z. B. die Zerstörung der Knolle zu tief in den Boden vorgedrungen war, oder wenn das Knollenstück in zu große Tiefe gesetzt wurde (Fig. 395, 3 und 4 links oben). Während die bisher besprochenen Vorgänge das obere Knollenende betreffen, gehen die nun zu erwähnenden Ver-

änderungen vornehmlich an der Knollenbasis vor sich. Selten bleibt die Knolle einfach, nach kürzerer oder längerer Zeit teilt sich vielmehr ihr Vegetationspunkt in zwei Äste, die ihrerseits wieder sich weiter verzweigen können und schließlich

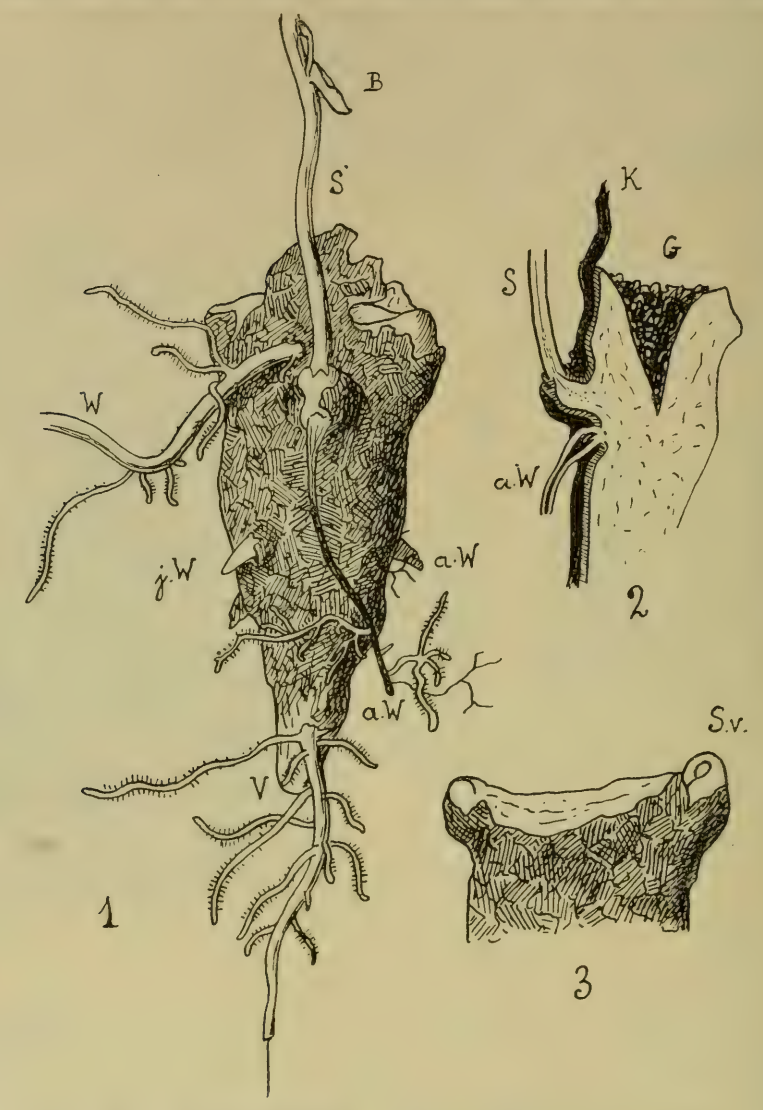


Fig. 396. *Tamus communis.* Regeneration an der Knolle.
1 Bruchstück einer Knolle aus ausgerodeter Waldpartie, drei Monate nach der Rodung; V Vegetationspunkt der Knolle, aW alte Wurzel, z. T. mit jungen Seitenwurzeln, jW junge Wurzel, W frische Wurzel, S regenerierter Sproß, B Schuppenblatt. 2 Teil des Längsschnittes; G verfaultes Gewebe, K Korkmantel. 3 Regeneration eines Sproß-Vegetationspunktes Sv am oberen Ende einer abgebrochenen Knolle nach drei Wochen, 1:1. (Orig. B.)

jenes knorrige Geflecht erzeugen, das anfangs erwähnt wurde (Fig. 395, 2, 3, 4). Die einzelnen Äste bleiben meist fest aneinander gepreßt. Veranlassung zu solcher Teilung geben allerlei Hindernisse, die dem Tieferdringen der Knolle im Wege stehen.

Später finden sich daher häufig Steine, manchmal von beträchtlicher Größe, zwischen die einzelnen Knollenäste eingeklemmt und von ihnen umwachsen (Fig. 395,4). Trifft die Knolle auf eine größere Steinplatte, so wächst sie zu einem plattfußartigen Gebilde aus (Fig. 395, 3), bis dessen Rand an einer oder mehreren Stellen das Hindernis überragt und in normaler Weise sich weiter entwickeln kann. Nicht alle Knollenäste sind jedoch durch Teilung des ursprünglichen Vegetationspunktes entstanden; die Photographie der alten Knolle (Fig. 395, 4) zeigt deutlich, daß die äußersten unter ihnen auf adventivem Wege an der Basis sekundärer Stammvegetationspunkte ihren Ursprung genommen haben.

Die ganze Knolle ist außen von einem rissig gefelderten Korkmantel aus zahlreichen Zellagen umgeben, der durch die Tätigkeit phellogener Meristeme geschlossen

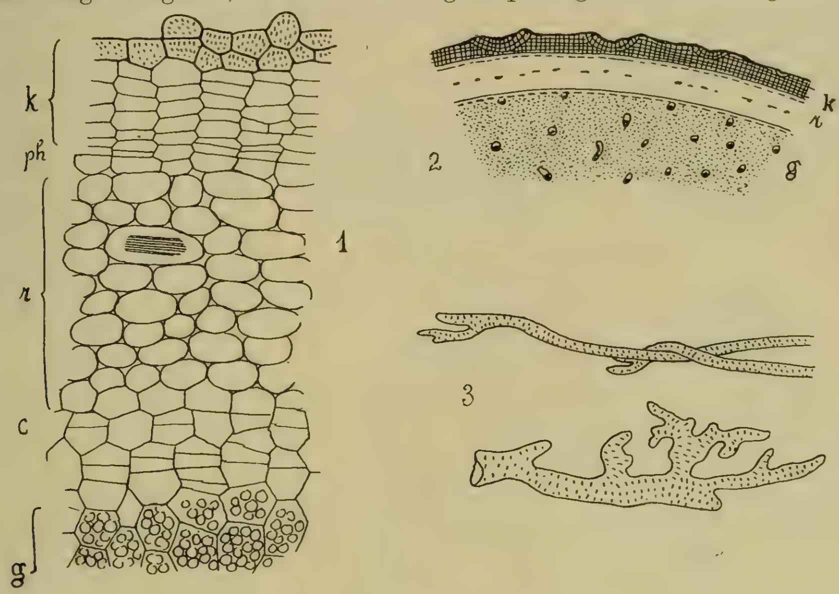


Fig. 397. *Tamus communis.*
1 Querschnitt durch die äußere Partie einer älteren Knolle, 87:1; k Kork, ph Phellogen, r Rinde, c Kambiumzone, g sekundäres Grundgewebe. 2 Desgleichen, 8:1. 3 Durch Mazeration aus der Knolle isolierte Tracheïden, 133:1. (1 nach Queva, 3 nach Bucherer, 2 Orig. B.)

erhalten wird. Ausgangspunkt für die Korkbildung ist (nach 7) nicht wie bei anderen Monokotylen eine subepidermale Zellschicht, sondern die Epidermis selbst. Die äußersten Korklagen haben verdickte und reich getüpfelte Wände (Fig. 397, 1). In der dünnen Rindenschicht, die aus konzentrischen Lagen besteht, und zwischen deren Längswänden große Interzellularen als Durchlüftungssystem der Knolle auftreten, fallen vor allem zahlreiche Raphidenschläuche auf. Innerhalb der Rinde ist überall eine scharf ausgeprägte Kambiumzone zu erkennen, deren Zellen lückenlos an einander schließen. Die dünnwandigen Zellen des Zentralzylinders sind dicht mit Stärkekörnern verschiedener Form angefüllt und zeigen in den jüngsten Zuwachszonen noch deutliche radiale Anordnung. Auch die sekundären Gefäßbündel sowie die überall zerstreut liegenden Raphidenzellen sind zunächst in mehr oder weniger konzentrischen Ringen angeordnet. Die Gefäßbündel sind normal kollateral, mit dem Siebteil nach außen und bilden, indem sie mit einander in Verbindung treten, ein kompliziertes Netz durch die ganze Knolle. Ihre Tracheïden zeigen eigentümlich spindelartige Gestalt und wurmartige Aussackungen, mit denen sie

ineinander verflochten sind (vgl. 7, Fig. 397, 3). Die größeren unter ihnen sind, ähnlich wie in *Dahlia*-Knollen, oft so dicht getüpfelt, daß ihre Wand gefeldert erscheint. Die älteren Knollen zeigen keine deutlich abwechselnde Entleerung und Wiederanfüllung ihrer Speicherzellen; das zum Wachstum verbrauchte Material wird also sofort nach Ausbildung der ersten Blätter wieder ersetzt. Die Stärkekörner sind im Zentrum größer als an der Peripherie; ursprünglich sind sie nach Wydler (41) meist zu 4, 3 oder 2 vereinigt und an der Berührungsstelle abgeplattet. Außer Stärke und Raphiden enthält das Speicherorgan vor allem in großer Menge Schleim, was zur Bezeichnung der Pflanze Veranlassung gegeben hat: Schmer-, d. h. Schmierwurz. Die Knolle wird da und dort noch ihres reichen Stärkegehaltes wegen in getrocknetem und pulverisiertem Zustand als Mastfutter für das Vieh verwendet, in frischem Zustand genossen verursacht sie leicht Durchfall und Erbrechen (Brechwurzel, Siebenbürgen). Im Kaukasus (nach 34) und früher auch bei uns, wurde aus ihr wegen ihres Schleimgehaltes eine Wundsalbe bereitet.

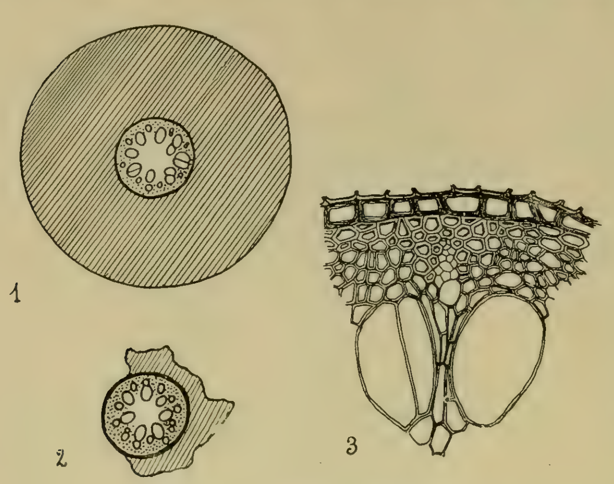


Fig. 398. *Tamus communis.*
1 Junge Wurzel im Querschnitt, 9:1. 2 Alte Wurzel im Querschnitt, Endodermis stärker verdickt, Rinde zum größten Teil abgefallen, 9:1. 3 Einzelheiten aus 2, die Endodermis mit den verdickten Innenwänden der innersten Rindenzellen und Teile des angrenzenden Zentralzylinders zeigend, 80:1. (Orig. B.)

Die ökologische Bedeutung der voluminösen Knollen des *Tamus* und anderer *Dioscoreaceen* ist mit Goebel wohl in der Bildung eines möglichst inhaltsreichen Reservestoffbehälters, der auf unbegrenzte Zeit die jährliche Entwicklung neuer Sprosse gestattet, und in der Ermöglichung der Ausbildung eines reichen Wurzelsystems zu suchen. Die große Regenerationsfähigkeit des Organs ist an den zumeist exponierten Standorten der Pflanze, an denen der Boden leicht durch Terrainrutschungen, Wasserunterspülung oder Windbruch aufgerissen werden kann, von besonderem Vorteil.

Wurzel (Fig. 398). Die ganze Knolle ist an ihrer Oberfläche von zahlreichen, allseitig unregelmäßig abstehenden Wurzeln bedeckt, die endogenen Ursprungs sind. Ihre Verzweigung ist meist nicht sehr stark, ihre Länge erreicht auch bei alten Exemplaren selten mehr als 30—40 cm. Die meisten von ihnen bestehen nur noch aus dem von einer zähen Schutzscheide umgebenen Zentralzylinder, während die Rinde bis auf kleine vertrocknete Reste, besonders an der Ansatzstelle und an der Spitze der Wurzel, verschwunden ist. Trotzdem bleiben sie lange Zeit noch lebensfähig, sie können sogar bei Versetzung wieder frische Seitenwurzeln erzeugen (Fig. 398, 2). Jedes Jahr entstehen einige cm oberhalb des Vegetationspunktes der verschiedenen Knollenäste, vereinzelt aber auch an beliebigen anderen Stellen der Knolle, neue weiße fleischige und außerordentlich brüchige Wurzeln, die vor allem nach Abschluß der Vegetationsperiode im Herbst angelegt und im Frühjahr voll entwickelt werden. Bisweilen erscheinen die Wurzeln gleichen Alters in mehr oder weniger deutlichen Ringen angeordnet. Sie haben bei großen Exem-

plaren einen Durchmesser von ca. 4 mm, wovon höchstens 1,5 mm auf den Zentralzylinder entfallen, und verjüngen sich nicht bis unmittelbar vor der kuppenförmigen Spitze. Sie sind nicht verpilzt und tragen ihrer ganzen Länge nach, so weit sie frisch sind, mit Ausnahme der äußersten 1—2 cm, kurze, nicht sehr dicht stehende Wurzelhaare. Die Epidermis der Wurzeln verkorkt rasch, das großzellige Rindenparenchym zeigt weite Interzellularen, die scharf abgesetzte Endodermis besteht aus gleichmäßig verdickten Zellen (Fig. 398, 3) und zeigt über den Primordialgefäßen mehrere Durchlaßzellen; im Mark finden sich Raphiden. Schon im Laufe des Sommers werden auch die Durchlaßzellen der Schutzscheide verdickt und das von der Wasserzufuhr abgeschnittene Rindengewebe vertrocknet und fällt zusammen; dabei wird (nach 17) die innerste Zellschicht dieses Gewebes auf der der Endodermis anliegenden Seite verdickt und bildet so eine Außenscheide, die mit jener zusammen eine Art zweiter Epidermis darstellt. Diese Verdickung ist jedoch nicht sehr auffällig (Fig. 398, 3). Beim späteren Dickenwachstum der Knolle wird die Wurzelbasis vom Gewebe überwallt, das an dieser Stelle besonders kleinzellig und widerstandsfähig ausgebildet wird.

Auffällig ist, daß an unteren Partien der Knolle die Wurzeln meist schon bei ihrer Entwicklung nach oben gerichtet den Korkmantel durchbrechen, also offenbar die besser durchlüfteten oberen Bodenschichten zu gewinnen streben, während sie an den höher liegenden älteren Teilen schwach abwärts oder wagrecht verlaufen.

Eine Vermehrung der Pflanze durch Wurzelschößlinge, wie sie Vaucher (187) angibt, habe ich nie beobachtet.

Sproß (Fig. 399—401). Während der ersten 1—3 Jahre entspringen im Frühling an der Spitze der jungen Knolle nur 1—3 mehr oder weniger langgestielte Blätter, die im Herbst absterben, und in deren Achsel der Laubtrieb des folgenden Jahres angelegt wird (Fig. 399). Erst vom 3. Jahre an erhebt sich in der Regel eine zunächst noch kurze, von Jahr zu Jahr aber längere beblätterte Achse (Fig. 399). Am Grunde ist sie umgeben von dicken schuppenartigen weißen oder bräunlichen, nervenlosen Gebilden, die von Mohl (23) für Rindenprodukte, von Bucherer (7) für Blätter gehalten wurden. Der ursprüngliche Vegetationspunkt bleibt aber, wie wir bereits sahen, nicht lange erhalten, er wird vielmehr meist mit der Spitze der Knolle zerstört und durch Adventivbildungen am oberen Rand des stehen bleibenden Stückes ersetzt. Bisweilen erscheint er an alten Exemplaren tief in das Gewebe der Knolle eingesenkt, nämlich offenbar dann, wenn diese bei weitgehender Zerstörung in zu tiefer Lage Knospen getrieben hatte, Knospen, die dann nachträglich von dem Gewebe überwallt wurden. (Vgl. die Hornbildungen an der Knolle). In späteren Entwicklungsstadien entspringen aus jedem ,,Auge“ der Knolle meist 2—5 Triebe, im ganzen daher oft 10—30 aus einem Stock. Sie werden im Herbst angelegt und sind dann an ihrer hakenförmig umgebogenen Spitze meist durch Anthocyan violett gefärbt (Fig. 400). Sie erreichen schon im November eine Länge von 10—20 cm und verweilen dann 5—10 cm unter der Bodenoberfläche, um beim ersten Erwachen des Frühlings, Anfang bis Mitte April, durchzubrechen. Solche jungen Sprosse werden mancherorts, besonders in Italien und in den illyrischen Ländern (4) wie Spargel genossen, sollen jedoch ihres Schleimgehaltes wegen leicht Durchfall und Erbrechen bewirken.

Das Durchbrechen des Bodens geschieht nicht in senkrechter Richtung, sondern meist bei schiefer, oft nahezu wagrechter Lage der gekrümmten Spitze schräg aufwärts. Während der ersten 14 Tage wachsen die Triebe sehr langsam, beginnen aber schon, wenn auch träge und unregelmäßig, schwache Wachstumskrümmungen auszuführen, die auffallenderweise in den allermeisten Fällen ein bogenförmiges Aufsteigen gegen die am meisten beschatteten Stellen der Umgebung zur Folge haben. Die Pflanze reagiert also, indem sie gegen das nächste Gebüsch, gegen

Fig. 399. *Tamus communis.*
Ein zweijähriges und ein ca. 3jähriges Exemplar, 2:3. (Orig. B.)



Fig. 400. *Tamus communis.* Schößlinge vor dem Durchbrechen des Bodens, mit Schuppen und Anlagen von Seitentrieben, 1:1. (Orig. B.)

den beschatteten Abhang wächst, negativ phototropisch und erhöht so die Wahrscheinlichkeit, eine Stütze zur Weiterentwicklung zu finden.

Die untersten 1—2 im Boden verbleibenden Internodien sowie die 2—1 darüberliegenden haben bei älteren Exemplaren eine Länge von 10—20 cm und tragen reduzierte schuppenartige Blätter (Fig. 400), aus deren Achseln Seitentriebe entspringen können, die sich später in keiner Weise vom Haupttrieb unterscheiden. Meist wächst nur der unterste derselben wirklich aus. Auch in den Achseln der unteren Laubblätter können Seitenäste angelegt werden, deren Ausbildung jedoch noch seltener zu Ende geführt wird. Man kann Dutzende von Pflanzen scheinbar ohne jede Verzweigung finden, weil eben nur die unterirdisch vom Haupttrieb entspringenden ausgewachsen sind. Äste dritter Ordnung sind äußerst selten.

Die jungen Sprosse sind sehr empfindlich gegen Kälte. Ich fand im Frühjahr 1912, das durch seine abnorm rasche Pflanzenentwicklung sich auszeichnete, der Mitte April einige mäßige Nachtfröste kurzen Halt geboten, zahlreiche *Tamus*-Triebe erfroren, trotzdem in der Umgebung keinerlei andere Frostspuren festgestellt werden konnten. Es erinnert dies an die südliche Heimat

der Pflanze und läßt es erklärlich erscheinen, warum sie sich in der Schweiz nirgends so üppig entwickelt wie in den vom Föhn bestrichenen Voralpengebieten, namentlich an den Bergabhängen am Nordufer der Seen (Rigi, Montreux usw.).

Wenn die Triebe 30—40 cm lang geworden sind, beginnt plötzlich in energischer Weise die typische kreisförmige Nutation, die zum Ergreifen einer Stütze führt. Dabei streckt sich das bisher noch hakenförmig gekrümmte Sproßende (Fig. 401, 1) gerade und wird durch die 2—3 im Wachstum befindlichen darunter liegenden

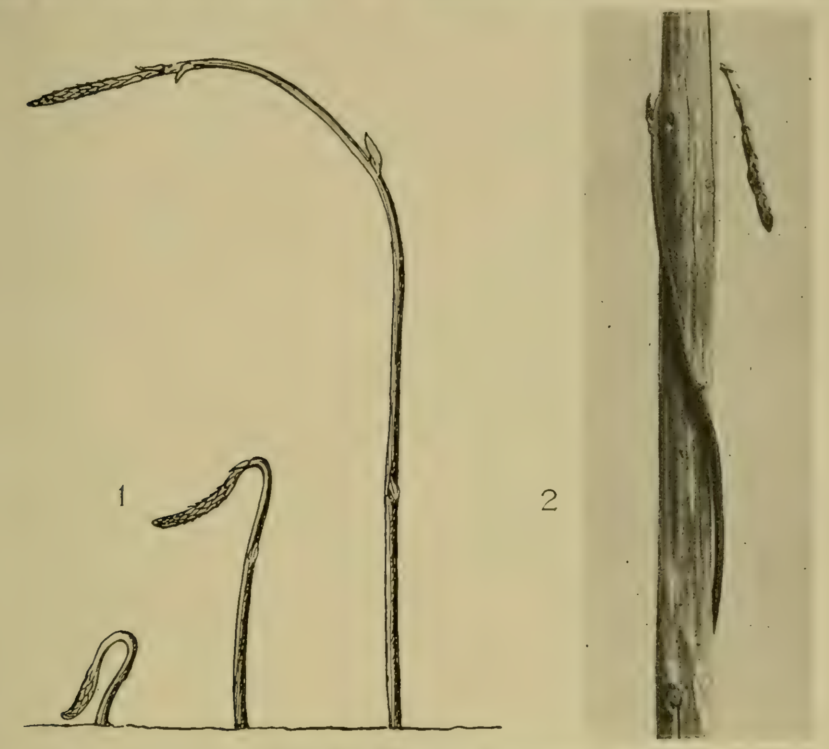


Fig. 401. *Tamus communis.*
1 Beginn der kreisförmigen Nutationsbewegung, 1:4. 2 Sproßende nach Ergreifen einer Stütze mit abwärts gekrümmtem Gipfel, 1:3. (Nach Brenner.)

und in flachem Bogen geneigten Internodien langsam in einem Kreise herumgeführt, dessen Radius in der Regel 20 cm beträgt (wie dies auch Baranetzki (3) angibt) (Fig. 401, 1). Die Dauer eines Umgangs beträgt für junge Sprosse 6—7 Stunden; die Angabe Darwins (9) von 2½—3 Stunden trifft erst für ältere Sproßgipfel zu. Trifft die wagrecht ausgestreckte Spitze eine geeignete Stütze, so hemmt das die Nutation in keiner Weise; sie geht weiter und zieht jedesmal das Sproßende vor dem Hindernis hindurch, bis die Mitte des sich vergrößernden Bogens getroffen wird; erst dann erfolgt das Anlegen des Stengels. *Tamus* windet von rechts nach links (von vorn gesehen), d. h. mit dem Uhrzeiger (von oben gesehen) und wird deshalb als Rechtswinder bezeichnet. In der Mechanik des Windens scheint er sich zunächst nicht wesentlich von anderen Schlinggewächsen zu unterscheiden, indem auch hier die Hauptrolle der kreisförmigen Nutation und dem negativen Geotropismus zugeschrieben wird. Nach Baranetzki (3) ist den *Dioscorea*-Arten und auch *Tamus* nur das eigentümlich, daß — wenn sie auf nicht zu dicke Stützen winden — die freie Spitze fortwährend in einem scharfen, an die Stütze angedrückten Bogen abwärts gekrümmt bleibt (Fig. 401, 2). In dieser Lage und in dem Maße

als der Stengel die Stütze umwindet, kreist die gekrümmte Spitze um die letztere herum. Diese zweite Hakenkrümmung entsteht nach meinen Beobachtungen erst dann, wenn der Sproß eine Stütze ergriffen hat und geht, sobald das Ende derselben erreicht ist, wieder verloren, indem dann der Gipfel von neuem wagrecht ausgestreckt wird, um sozusagen im Raum herum nach einem neuen Halt zu tasten. Schon daraus ergibt sich, wie dies Kohl (21) anführt und nachgewiesen hat, daß die Krümmung eine aktive positiv geotropische ist. Mit dem Fortschreiten der Nutation wandert natürlich der Ort der Krümmung um den Stengel herum, sodaß die Spitze beständig abwärts schaut. Der Haken umklammert die Stütze nicht, er kann also nicht wie die stärker gekrümmten Sproßgipfel anderer Schlingpflanzen ein festeres Umfassen der Stütze bewirken (35) oder einen Schutz dagegen gewähren, daß der Wind die Pflanze von der Stütze losreißt (9). Dagegen ist seine ökologische Bedeutung nicht minder einleuchtend; es ist offenbar dieselbe wie sie für die den Boden durchstoßenden hakenförmigen Sproßspitzen gilt. Durch das dichte Gestrüpp des Waldrandes hindurch wird so der zarte Gipfel, der rings mit dicht anliegenden, dachziegelig sich deckenden jungen Blättern besetzt ist, ohne Gefahr hindurchgeschoben oder auch aus den bereits gebildeten Windungen älterer Sprosse herausgezogen. Daß dies allein die Bedeutung der Hakenkrümmung ist, ergibt sich auch daraus, daß sie auch dann gebildet wird, wenn der Trieb senkrecht durch dichtes Geäst (etwa einer jungen Tanne) hindurchwächst, ohne eine Stütze zu umwinden, ein Fall, der gar nicht selten ist.

Das Winden selber gleicht dem Klettern einer Schlange, wie auch äußerlich die oft violett überlaufenen, noch ganz unbeblätterten Triebe von weitem ein Reptil vortäuschen. Der Stengel ist bis auf die letzte halbe Windung meist der Stütze von Anfang an dicht angeschmiegt, und auch diese entfernt sich nur einige mm von ihr, wenn bei der fortschreitenden Nutation ihre Innenseite etwas verlängert wird. Nutations- und Winderichtung fallen natürlich zusammen, nicht aber ihre Perioden. Während die Dauer einer Nutationskrümmung im Anfang ca. 7 Std., später etwa 3 Std. beträgt, braucht die Pflanze zur Bildung einer Windung zuerst durchschnittlich 7 Tage, später etwa die Hälfte. Auf eine Windung entfallen durchschnittlich 15—25 Nutationen. Abgesehen von dem eben erwähnten zeitweiligen Wegrücken der obersten Stengelpartie von der Stütze, machen sich jedoch diese zahlreichen Nutationen in keinerlei Weise bemerkbar, auch die an den Rillen des windenden Stengels deutlich erkennbaren, antidromen Torsionsumläufe entsprechen ihnen bei weitem nicht an Zahl, ebensowenig wie die homodromen Torsionen an frei nutierenden Trieben. Dies alles führte mich schon zu Beginn meiner Beobachtungen zu der Ansicht, daß — zum wenigsten für *Tamus* — der Vorgang des Windens durch die Nutation und den negativen Geotropismus nicht restlos erklärt werden kann, wie Wortmann (40) glaubt, sondern daß hier das von Kohl (21) wieder aufgegriffene Prinzip der Reizbarkeit, daß nämlich die dauernd berührte Seite im Wachstum hinter den übrigen zurückbleibt, mit zur Geltung kommen muß, mögen auch die von ihm angestellten Versuche nicht einwandfrei diese Auffassung begründet haben. So einfach die Erklärung aus Nutation und Geotropismus erscheint, wenn jede Nutation eine Windung erzeugt, so schwer wird sie, wo wie bei *Tamus* eine solche Differenz zwischen der Anzahl der entstandenen Windungen und der Anzahl der ausgeführten Nutationen besteht. Es muß hier noch ein drittes Moment dazukommen, um den dauernd größeren Zuwachs der der Stütze gegenüberliegenden Seite zu erklären, denn ohne diesen würden die Sprosse nur senkrecht der Stütze entlang wachsen, wie es solche Exemplare tun, die im Freien oder im Dickicht aufstreben, wo lauter nahezu wagrechte Äste sich kreuzen und gleichzeitig verschiedene, nicht korrespondierende Teile des wachsenden Sprosses berühren. Dem widerspricht es durchaus nicht, wenn windende Sprosse, denen die Stütze nachträglich weggenommen wird, sich gerade strecken, denn offenbar behält die

berührte Seite noch einige Zeit die Fähigkeit, nachzuwachsen, sobald der Kontaktreiz aufhört. Diesen theoretischen Überlegungen entsprechend, ergaben denn auch Versuche unzweideutig die Reizbarkeit der *Tamus*-Triebe. Wurde z. B. ein wachsender Sproß, der keine Stütze gefunden hatte, 3—4 mal hintereinander mit Unterbrechungen von einer Stunde mit einem rauhen Hölzchen je 50 mal leicht gerieben, so trat schon nach 5—6 Std., von Beginn des Versuches an gerechnet, eine deutliche Krümmung an der gereizten Stelle ein, die während der folgenden 1—2 Tage sich verstärkte und bis 90° erreichen konnte. Erst nach Verlauf von 2—3 Wochen wurde die Richtungsänderung wieder ausgeglichen.

Die Steilheit der beim Umklammern einer Stütze gebildeten Windungen ist abhängig von der Dicke der Stütze sowohl wie der des wachsenden Sprosses. An der dünneren von 2 Stützen werden auf gleiche Distanz von gleich starken Sprossen mehr Windungen erzeugt, an derselben Stütze machen dünne Triebe zahlreichere Windungen als dicke.

Abhängigkeit der Anzahl der gebildeten Windungen.

a) Für mittlere Dicke von Stütze und Sproß.

1. Dicke des Triebes mm	2. Dicke der Stütze mm	Gemessene Höhe der Stütze mm	Anzahl der beobachteten Windungen	Anzahl der Windungen berechnet auf 1000 mm	Diese multipl. mit den Wurzeln aus den Werten von 1. und 2.
1,25	4,25	420	6 3/4	16	36,8
2,25	10,0	620	5	8,1	38,5
2,75	12,0	460	3 1/4	7	40,3
3,25	4,5	750	7 1/2	10	38,0
3,5	7,0	470	3 1/2	7,4	36,7
4,0	4,5	410	4	9,8	41,5
3,25	3,25	350	4 1/4	12,1	39,2
4,0	6,5	450	3 1/2	7,8	39,8
b) Für extreme Dicke von Stütze und Sproß.					
3,0	2,5	700	6 1/2	9,3	25,4
3,0	2,5	830	7 1/2	9	24,6
5,0	2,5	450	3 1/2	7,8	27,6
3,5	1,0	430	4 1/2	10,5	18,7
4,0	210,0	900	3/4	0,83	24,2
4,25	80,0	1000	2 1/3	2,3	42,3

Aus obiger Tabelle ergibt sich, daß mit Ausnahme der Fälle, wo eine sehr dünne Stütze umwunden wird (unter 3 mm), die leicht selber aus der geraden Richtung herausgebracht wird, oder wo ein sehr dicker Stamm als Stütze benutzt wird, was offenbar der Pflanze Schwierigkeiten bereitet (ich sah z. B. eine Pflanze einen 20 cm

dicken Stamm in 80 cm Höhe 4 mal auf gleicher Höhe umschlingen), daß normalerweise das folgende Gesetz gilt:

Die Zahl der auf einer gegebenen Strecke der Stütze gebildeten Windungen ist umgekehrt proportional der Quadratwurzel aus den Durchmessern des wachsenden Triebes und der Stütze.

$$n = \frac{h \cdot k}{\sqrt{d \cdot D}}$$

Wobei h die Länge der Stütze, d der Durchmesser des wachsenden Triebes, D derjenige der Stütze, und k = 0,039 ist.

Als Stütze dient jeder der Pflanze erreichbare Gegenstand, sofern er nicht auf größere Strecken eine Neigung von weniger als 45^0 besitzt und sofern seine Dicke nicht über 20 cm beträgt. Sehr oft dienen die abgestorbenen dürren Triebe des letzten Jahres als willkommene Wegleiter zu entfernter stehenden Sträuchern oder Baumästen. Pflanzen, die keine Stützen finden, erheben sich meist dadurch etwas über die Umgebung (bis 1 m hoch), daß zahlreiche, oft über ein Dutzend einzelne Stengel sich um einander winden, wobei allerdings nach einiger Zeit das ganze Bündel zur Seite fällt. Ist der Sproß über eine Stütze hinausgewachsen, so neigt sich nach einiger Zeit das zu lang werdende weiter wachsende Ende infolge seines Gewichtes herunter. Findet seine Spitze später einen neuen Halt, so entsteht dadurch der so malerische girlandenartige Wuchs der Pflanze; findet sie keinen, so windet der durch negativen Geotropismus sich wieder aufrichtende Stengel häufig um seine eigene herabhängende Partie in die Höhe zurück (Fig. 403).

Der tägliche Zuwachs des Sprosses ist natürlich abhängig von der Witterung, vor allem der Wärme. Während er z. B. in den kühlen Tagen des April nur 2—8 cm betrug, erreichte er in einer heißen Periode des Mai 15—19,6 cm!, sodaß seine Länge nach 7 Wochen schon 360 cm betrug. Nicht alle Sprosse wachsen jedoch gleich stark. Es wird stets in auffälliger Weise der erste und stärkste Trieb jedes Vegetationspunktes am meisten gefördert, und unter diesen ist wieder einer der bevorzugte, ohne daß es möglich wäre, auf Grund anatomischer Untersuchung Triebe verschiedener morphologischer Ordnung zu unterscheiden. Eine Anzahl schon über dem Boden erschienener Sprosse bleibt wochenlang im Zustand der Ruhe, bis der Saftstrom auch ihnen zugeleitet wird, oder bis sie infolge mangelnder Zufuhr verkümmern. Die Entwicklung der in den Achseln der unteren Laubblätter angelegten Seitentriebe beginnt normalerweise erst sehr spät — wenn es überhaupt zu einer solchen kommt —, nachdem der Haupttrieb verblüht hat. Die Länge des ausgewachsenen Stengels kann bei alten Exemplaren nicht nur 3—4 oder gar 1,5—3 m, wie meist angegeben wird, sondern 7—8 m erreichen; die durchschnittlichen Maße sind 3—6 m für windende Exemplare. Die Dicke der Sprosse ist verschieden. Frei nutierende Sprosse bleiben verhältnismäßig dünn, sie verwenden die zugeführten Stoffe mehr zur Festigung als zur Vergrößerung und raschen Teilung ihrer Elemente, was ökologisch leicht verständlich ist; sie sind darum auch zäh und schwer zu brechen. Sobald der Stengel dagegen eine Stütze umschlungen hat, wird der Durchmesser der dieser anliegenden Teile größer (z. B. 6 mm gegenüber 4,2 an der Basis), das Gewebe etwas großzelliger und vor allem viel saftiger. Auch die Rillen, 4—15 (nach 30) an der Zahl, treten an der Oberfläche des Stengels erst hier deutlicher hervor. (Fig. 404, 1—6).

Im Stengel bemerkt man (7) einen das Mark umgebenden deutlichen Ring von Gefäßbündeln, umschlossen von einem nach außen scharf begrenzten Stereom, an welches die Rinde anstößt. (Fig. 402, 1—3). Diese besteht aus einer außen mit längs gestreifter Cuticula versehenen Epidermis, welche Spaltöffnungen und Haare mit mehrzelligen Köpfchen trägt, einer Reihe von kollenchymatisch verdickten Zellagen und darunter mehreren Schichten chlorophyllführender Elemente

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Begründet von

DR. O. VON KIRCHNER †
Professor der Botanik an der landw. Hochschule Hohenheim

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der eidgen. techn. Hochschule Zürich.

Fortgeführt von

DR. W. WANGERIN
Professor der Botanik an der techn. Hochschule Danzig-Langfuhr

DR. C. SCHRÖTER
Alt-Professor der Botanik in Zürich.

Lieferung 37.

Band I, 3. Abteilung, Bogen 45—50: Dioscoreaceae (Schluß). Mit 11 Abbildungen (Von W. Brenner).

Amaryllidaceae. Mit 78 Abbildungen. (Von F. Buxbaum)

STUTTGART 1930.

Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.

Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Printed in Germany

mit ziemlich großen Interzellularen. Die Längsstreifung der Kutikula, die sich zusammen mit einer gerieften bis papillenartig gewölbten Außenwand der Zellen vor allem auf dem Rücken der Rillen zeigt (Fig. 402, 4), dürfte vielleicht als der Reizperzeption dienend angesehen werden, indem dadurch die gleitende Bewegung an der Stütze wie bei Ranken in eine Anzahl rasch hintereinander folgender Stöße umgewandelt wird (vgl. **61**). Die Weite der Epidermiszellen ist an der nicht berührten Seite größer, die Fältelung der Kutikula geringer als an der beim Winden der Stütze anliegenden Seite des Stengels. Unter den Tälchen ist das Chlorophyllgewebe mächtiger als unter den Rillen, während das Kollenchym umgekehrt unter diesen breiter ist. Es entsprechen also die Rillen einer Teilung des Gewebes in ein vorwiegend mechanisches und ein vorwiegend transpirierendes bezw. assimilierendes;

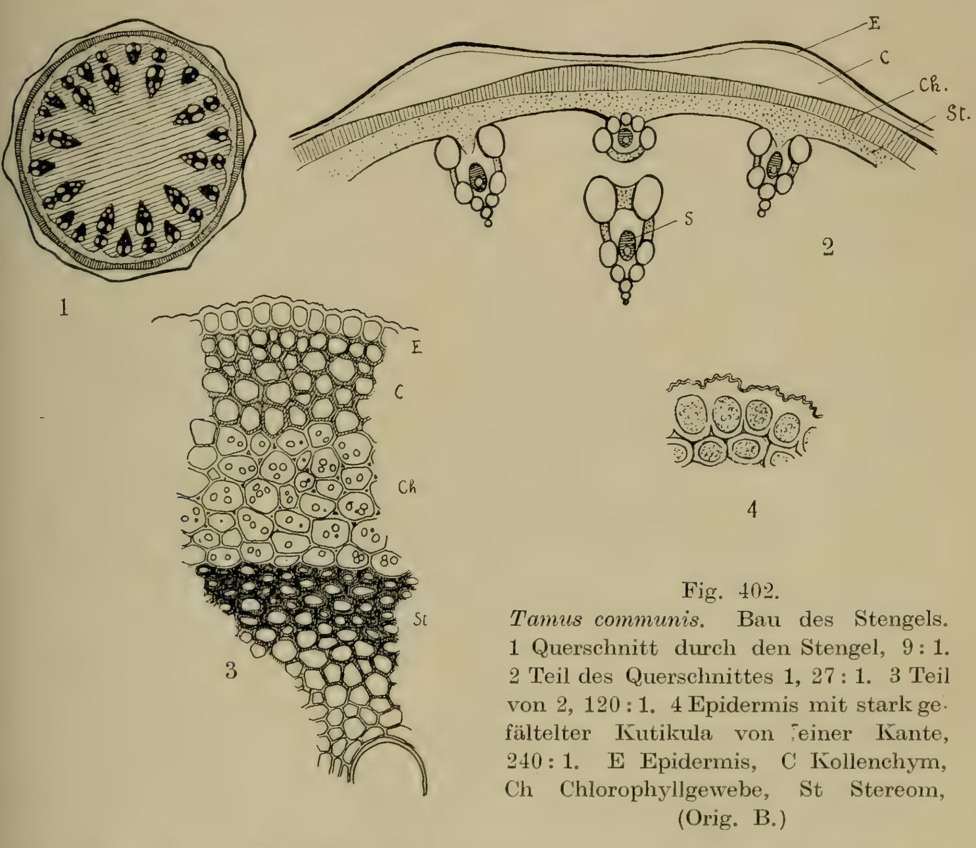


Fig. 402.
Tamus communis. Bau des Stengels. 1 Querschnitt durch den Stengel, 9 : 1. 2 Teil des Querschnittes 1, 27 : 1. 3 Teil von 2, 120 : 1. 4 Epidermis mit stark gefältelter Kutikula von einer Kante, 240 : 1. E Epidermis, C Kollenchym, Ch Chlorophyllgewebe, St Stereom, (Orig. B.)

nur in den Tälchen sind darum auch Spaltöffnungen zu finden. Das Stereom besteht aus mehr oder weniger stark verdickten, reich betüpfelten Zellen, die nach innen allmählich in das zart betüpfelte eigentliche Grundgewebe übergehen. Die Gefäßbündel sind dikotylenartig angeordnet, doch so, daß neben einem äußeren Kreis kleinerer Bündel, die unter den Kanten des Stengels liegen, ein weiter hinein springender innerer Kreis großer Bündel zu unterscheiden ist, dessen Glieder unter die Buchten der Rillen zu liegen kommen (Fig. 402, 2). Mohl (24), Queva (30) und Bucherer (7) halten mit Recht die Gefäßbündel für zusammengesetzt, Jungner (20) und Falkenberg (11) dagegen für einfach. Nägeli (25) und Queva beschreiben den Verlauf der Gefäßbündel. Die kleinen Gefäßbündel enthalten (7) innen abrollbare Spiral- und Ringgefäße, umgeben von kleinzelligem Parenchym;

links und rechts divergierend nach außen immer größere Gefäße, beidseitig mit einem sehr großen abschließend. Der Siebteil wird von diesen Gefäßgruppen eingeschlossen. Die größeren Gefäßbündel zeigen innen ebenfalls abrollbare, rechts und links nach außen große Gefäße, aber mit 2—3 auffallend großen (150—200 μ) abschließend, die äußersten durch einen bogenförmigen Kranz enger Gefäße verbunden und dazwischen mehrere (meist 2) radial hintereinander liegende Siebteile, durch prosenchymatische Elemente getrennt. Der Gefäßteil besteht im inneren Teil aus Spiral- und Ringgefäßen, die (nach 28) aus vielkernigen Zellen entstehen, im äußeren aus großen weiten Netzgefäßen mit reich getüpfelten Längswänden und treppenartig verdickten, schief gestellten Querwänden, und aus langgestreckten, klein-behöft getüpfelten Tracheïden; im äußeren Kranz der großen Gefäßbündel aus treppen- und leiterförmig verdickten Gefäßen. Das bastfaserähnliche System besteht aus prosenchymatisch verdickten Zellen, ähnlich denjenigen des Stereoms. Es bildet Verbindungsbögen zwischen den Gefäßen der einzelnen Teilbündel und erfüllt vollkommen die Anforderungen, welche an die Biegungsfestigkeit des Stengels gestellt werden. Das parenchymatische System besteht aus kurzen Holzparenchymzellen mit spaltenförmigen oder rundlichen Tüpfeln; sie umgeben besonders die großen Netzgefäße. Der Siebteil setzt sich aus großen und kleinen Elementen zusammen. Meist ist eine mächtige Siebröhre (von 30—40 μ Durchmesser) vorhanden. In den großen Bündeln ist dieselbe in der Nähe der abrollbaren Gefäße, in den kleinen in der Nähe der Treppengefäße. Die übrigen Elemente sind enge Siebröhren und Kambiformzellen (7). Das Vorherrschen des Kollenchyms in den noch wachsenden und windenden Stengeln bietet offenbar den Vorteil, daß es die nötige Festigkeit gewährt, ohne das weitere Wachstum zu hindern, das Überwiegen der verholzten Scheide im ausgewachsenen Stengel dagegen gibt dem Sproß größere Widerstandskraft, vor allem größere Zugfestigkeit. Die großen Gefäße sind bei Lianen mit Schenck (**164**) vor allem als Wasserreservoire anzusehen, die dem großen Feuchtigkeitsbedürfnis dieser rasch wachsenden Pflanzen genügen und trotz des geringen Stammdurchmessers auf weite Entfernung hin raschen Ersatz der verbrauchten Flüssigkeit ermöglichen. Der plötzliche Übergang der ersten noch englumigen Gefäße zu den überaus großen später gebildeten erklärt sich nach ihm daraus, daß erst mit der verhältnismäßig spät beginnenden Blattausbildung die großen Anforderungen an die Wasserversorgung gestellt werden. Auch die Weite der einzelnen Siebröhren vermindert nach Westermaier und Ambronn (39) die Adhäsion der geleiteten Stoffe und dient somit einem ähnlichen Zweck. Wichtig ist dabei vor allem, wie diese Autoren für *Tamus communis* bemerken, daß durch das Umhüllen der leitenden Elemente mit festen Hüllen mechanischer Elemente diese vor dem Erdrücktwerden geschützt sind.

Blätter (Fig. 403—407). Die Blätter stehen in $^3/_8$- oder $^5/_{13}$-Stellung (7, 37) in links gewundener Spirale. Die untersten bleiben ähnlich den unterirdischen schuppenförmig, indem sich ihre schmale Spreite nicht auf einem abgesetzten Blattstiel erhebt, im übrigen jedoch die einzelnen Teile des normalen Blattes erkennen läßt (Fig. 404, 1). Sie schützen die eventuell zu späterem Auswachsen bestimmten Achselknospen. Die volle Entwicklung der Assimilationsorgane findet, wie bei den meisten Schlingpflanzen, erst statt, wenn der Stengel eine gewisse (je nach den Umständen verschiedene) Höhe erreicht hat, d. h. wenn er aus dem Unterholz heraus in günstigere Lichtlage gekommen ist. Man findet häufig Triebe von 2 m Länge, die noch kein ausgebildetes Blatt tragen. Allgemein aber beginnt die Entfaltung der Spreiten um so früher, je schwächer der Trieb, je jünger also die Pflanze ist. Anfang Mai findet man daher in unseren Gegenden größere Blätter nur an jugendlichen Exemplaren. Diese, noch nicht imstande, höher zu wachsen, haben offenbar ein „Bestreben", sobald als möglich ihre Stoffe zur Ausbildung von Assimilationsorganen zu verwenden. Dementsprechend sind an solchen Exemplaren

die Internodien viel kürzer als an alten Stöcken, nur wenige Zentimeter lang, während sie bei jenen in der lichtsuchenden Partie bis 37 cm lang! werden können. Am Sproßgipfel stehen die jungen Blätter spargelkopfartig dicht genähert. Allmählich wird ihre Deckung lockerer, es erscheint zuerst deutlich abgesetzt eine ca. 6 mm lange feine, bräunlich gefärbte Spitze, die bei der überhängenden Lage des wachsenden Stengelendes schon als Träufelorgan fungiert und vor allem als sog. Vorläuferspitze zum Schutz der jungen Triebe beiträgt und durch ihre zahlreichen Spaltöffnungen Transpiration und Atmung der Assimilationsorgane einleitet (13, 33). Dann rücken die Blätter von der Umbiegung des Stengels an auseinander, und der bisher ganz kurze Blattstiel beginnt sich zu strecken. Die dünne, hellgrüne Spreite umklammert in diesem Zustand mit ihren Seitenlappen den Stengel (Fig. 404, 2), während die von jetzt an an Größe gleichbleibende Spitze sich von ihm wegbiegt



A B

Fig. 403. *Tamus communis.* Wuchsformen.
A An einem Baumstamm windendes männliches Exemplar (mit 13 Trieben). B Im Gesträuch wachsendes männliches Exemplar. Verkl. (Nach Brenner.)

und dadurch, der neuen Lage entsprechend, deutlich die Funktion der Wasserableitung übernimmt. Hierauf biegt sich der Blattstiel bogenförmig heraus (Fig. 404, 3) und schlägt die noch lose zusammengefaltete Spreite nach vorn, wobei in seiner Achsel die rasch wachsende Blütentriebknospe, bei unteren Blättern die Knospe eines Seitentriebs, sichtbar wird. Nach 2—3 Wochen ist das Blatt vollständig ausgebildet und hat seine für vollkommene Lichtausnützung günstigste

Lage und Größe erreicht, wobei es mit seinen Nachbarn sich zu einem prächtigen Mosaik glänzender grüner Flächen gruppiert (Fig. 403, 405, 407). Bei der meist einseitigen Beleuchtung am Waldrand ist es natürlich, daß die Blätter meist alle nach einer Seite schauen (Fig. 405 B) und dabei bei Einzelwuchs in zwei, bei Zusammenwachsen mehrerer Äste in eine Anzahl von Reihen angeordnet erscheinen. Fast durchweg sind die Blattstiele ca. 45 ⁰ nach oben gegen den Horizont geneigt, die Spreiten dagegen 45 ⁰ abwärts, so daß Stiel und Spreite nahezu einen rechten Winkel bilden. Die Blattspitze schaut oft abwechselnd nach rechts oder links. Hin und wieder hat auch ein Blatt seine Spreite in die Verlängerung des Stiels gestellt, wenn es nämlich wegen Platzmangels nach der vom Lichte abgewendeten Seite hat treten müssen.

Die Länge des Blattstiels beträgt beim ausgewachsenen Blatt in der Regel 7—12 cm, im Schatten bis 16 cm. Am Grunde ist es zu einem starken hellgrünen Polster verdickt, das infolge der Lichteinstellung der Blätter meist verdreht ist (Fig. 404, 5 und 6). Anatomisch besteht dasselbe aus schleimhaltigen Kollenchym-



Fig. 404. *Tamus communis.*
1 Schuppenblatt mit jungem Achselsproß, vom untern Teil des Triebes; 3:2. 2 Junges Blatt, 20 cm vom Sproßgipfel; 3:2. 3 Desgl. 40 cm vom Sproßgipfel; 3:2. 4 Spätere Stellung der Blattspitze; 3:2. 5 und 6 Unteres Blattstielpolster mit Nebenorganen; 3:2. 7 Querschnitt durch den Blattstiel; 15:1 (Orig. B.)

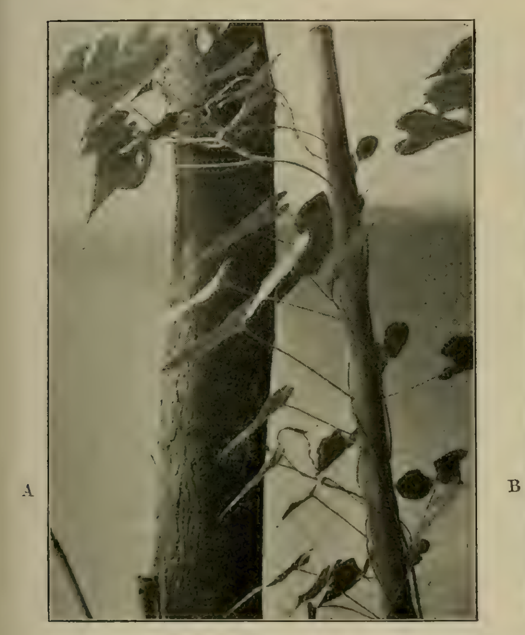
zellen. Zu beiden Seiten der Blattbasis steht je ein hornartiges nervenloses, an der Spitze bisweilen zweiteiliges Gebilde, das mit dem Wachstum des Blattes größer wird, jedoch meist nur 3—4 mm mißt. Diese Organe wurden von Lindinger (23) zuerst als Nebenblätter beschrieben. Blatt-Polster, -Stiel und Nebenorgane helfen häufig, besonders gegen Ende der Vegetationsperiode, mit, durch Verankerung der Stengel an der einmal umwundenen Stütze diese vor Losreißen oder Herabgleiten zu bewahren. Selbst vollständig entblätterte und verdorrte Triebe halten sich in der Regel bis über den Winter in ihrer Lage, da die Blätter nicht am Grunde,

sondern etwa in der Mitte des Stieles etwas über dem unteren Gelenkpolster sich abgliedern (35).

Der Blattstiel ist auf dem Querschnitt 5—7kantig (Fig. 404, 7) wobei die zwei oberen Kanten deutliche Leisten bilden und eine flache Rinne zwischen sich lassen, die das abfließende Wasser in die Blattachsel leitet. Am oberen Ende erweitert sich die Rinne fast trichterartig (Fig. 408, 1 und 2) in die Nerven der Blattoberseite, die auch ihrerseits sowohl durch ihre Einsenkung als durch eine feine Längsfältelung der Kutikula der über ihnen liegenden Epidermiszellen der oberflächlichen Wasserableitung dienen. Am Spreitengrund ist der Blattstiel ähnlich wie an seiner Basis polsterartig verdickt, jedoch ist dieses obere Polster viel schwächer als das untere und tritt erst beim ausgewachsenen Blatt deutlich in Erscheinung.

In den Blattstiel treten 3 Gefäßbündel, die sich bald verzweigen und unmittelbar vor dem Eintritt in die Spreite ein Geflecht bilden, aus dem schließlich 5—7 Nerven hervorgehen. Es ist ein starker Mittelnerv, der allein bis in die äußerste Spitze

A



B



Fig. 405. *Tamus communis.* Windender Trieb.
A unter 45° von oben photographiert. B Derselbe Trieb von der Seite.
Verkl. (Nach Brenner.)

verläuft, daneben in der Regel 3 Seitennerven, die bogenförmig z. T. bis an den Ansatz der kleinen Träufelspitze gelangen, und von denen der äußerste meist noch einen starken Bogen in die Lappen des Blattgrundes entsendet (Fig. 406). Die zahlreichen sekundären Nerven verzweigen sich stark und bilden dikotylenartig ein Netz polygonaler Maschen. Die Bündel enden peripherisch und in der Blattfläche mit ihrem Gefäßteil (5).

Die schon erwähnte Einstellung der Blätter in die günstigste Lichtlage vollzieht sich um so rascher, je jünger das Blatt ist, da nur Wachstumsvorgänge sie hervorbringen. Ganz alte Blätter reagieren erst innerhalb 2 Tagen auf künstliche Veränderung ihrer Lage, junge dagegen stellen ihre Spreite schon nach Verlauf von 2 Stunden wieder genau in die ursprünglich eingenommene Richtung ein. Dabei

biegt sich zunächst der obere (am stärksten wachsende) Teil des Blattstiels (½ bis 2 cm von der Spreite) nach der gewünschten Seite hin um, und erst nachträglich folgt die übrige Partie dieser Bewegung, bis der inzwischen S-förmig gebogene Stiel wieder gerade gestreckt ist. Verdunkelung des Stiels oder Polsters (durch Staniol oder schwarzes Papier) verhindert die Einstellung nicht, bei Verdunkelung der Spreite findet zwar ebenfalls eine Bewegung statt, jedoch eine richtungslose. Die Blattstielpolster spielen bei der Einstellung erst beim vollständig ausgewachsenen Blatt eine besonders wichtige Rolle, indem sie Stellen bezeichnen, an denen der Stiel infolge der Kollenchymbildung wachstumsfähig bleibt (vergl. 20), während der übrige Blattstiel zu dieser Zeit durch Ausbildung des geschlossenen Bastringes biegungsfest geworden ist (29). Man könnte die beiden Polster mithin als Knorpelgelenke bezeichnen. Von einem eigentlichen Winden des Blattstiels ähnlich dem Winden des Stengels, kann auch während seiner Entwicklung nicht wohl gesprochen werden, wie dies Vaucher tut (**187**).

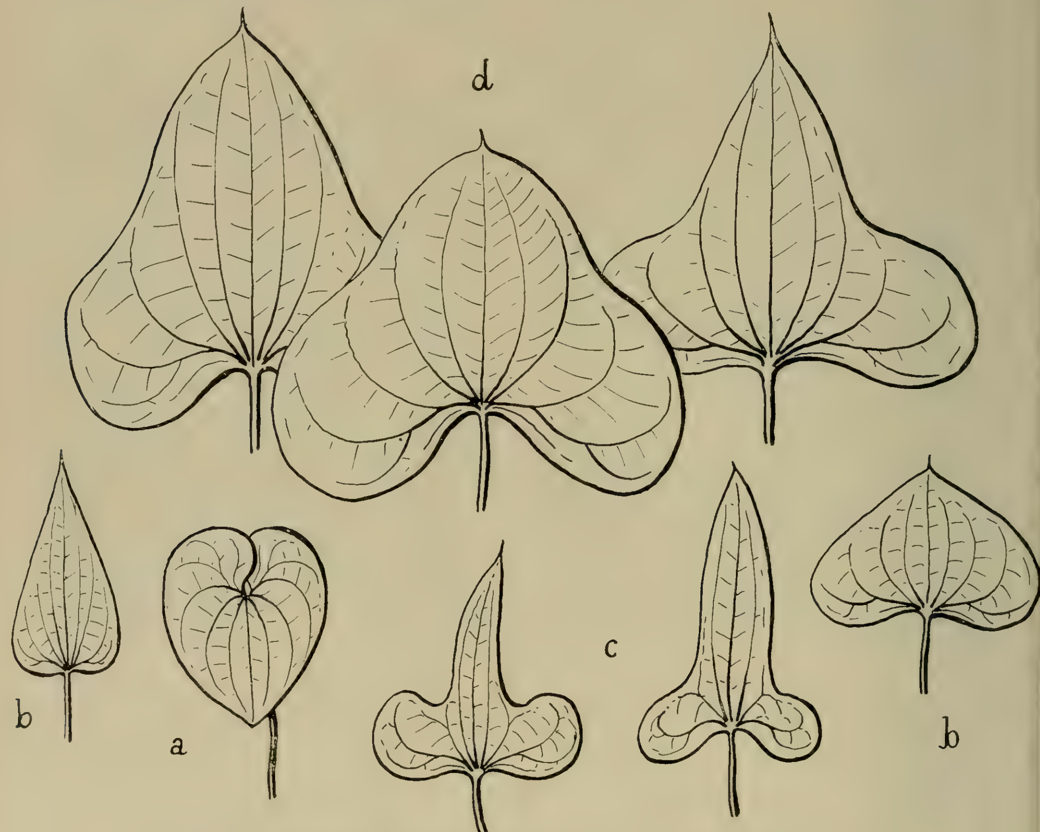


Fig. 406. *Tamus communis.* Blattformen, 2 : 5. (Nach Brenner.)

Form und Größe der Spreite ist bei aller prinzipiellen Gleichartigkeit doch großer Variation unterworfen (Fig. 406). Von der beinahe rundlichen Herzform (a) mit übereinandergreifenden Basalteilen geht eine ununterbrochene Reihe bis zu der deutlich dreiteiligen Gestalt mit lang ausgezogener schmaler Spitze und abgerundeten Seitenlappen (c) oder bis zu dem beinahe einfach dreieckigen Blatt mit nahezu geradlinig verlaufendem Grund (b). Doch ist zu betonen, daß diese Formverschiedenheit durchaus nicht der Ausdruck bestimmter klimatischer oder

Standortsunterschiede ist (wie schon Uline richtig bemerkt); die verschiedenen Typen finden sich vielmehr oft dicht beieinander, ja an derselben Pflanze. Auch die beiden Geschlechter unterscheiden sich nicht in bestimmter Weise durch die Blätter voneinander. Weit eher läßt sich nach meinen Beobachtungen das Alter des Stockes bis zu einem gewissen Grade mit der Blattform in Beziehung bringen. Erstlingsblätter haben meist tiefe Herzform, oft mit übereinander greifenden Lappen (a), spätere Blätter werden mehr dreieckig mit sich verflachendem Herzgrund (b), an älteren Stöcken endlich tritt die dreilappige Gestalt auf, entweder mit weit vorgezogenem schmalen Mittellappen (c) oder mit breiten Seiten- und kürzerem, mehr abgestumpften Mittellappen (d). Standortsunterschiede sind nur an der verschiedenen Konsistenz des Blattes und an der verschieden starken Einsenkung der Nerven auf der Oberseite zu erkennen. An offenen, stark besonnten Stellen wird die derbe Spreite durch die Verteilung der Adern stark runzelig (Fig. 407), im Waldschatten hat das weiche Blatt eine beinahe glatte Oberfläche. Die Größe des ausgewachsenen Blattes variiert zwischen $1{,}8 \times 1{,}2$ und 17×24 cm. Dies sind allerdings seltene Extreme, die mir nur bei Herbarmaterial zu Gesicht gekommen sind. In unserem Gebiet dürften so kleine Blätter wie das erstgenannte (aus Elba stammende) nicht gefunden werden. Die durchschnittliche Größe ist $12-14 \times 10-13$ cm am unteren, 9×7 am oberen Teil des Stengels. Blätter von 14—17 cm Länge und 17 bis 24 cm Breite dürften stets an dekapitierten Trieben entstehen, wie ich das mehrfach beobachtete. An gleichaltrigen Stöcken sind Schattenblätter größer als Sonnenblätter.



Fig. 407. *Tamus communis.*
Blätter mit den Glanzlichtern der Oberseite.
Verkl. (Nach Brenner.)

Noch kurz erwähnt sei die Träufelspitze. Sie ist fast stets vorhanden und beim ausgewachsenen Blatt mehr oder weniger scharf gegen die Spreite abgesetzt, meist senkrecht heruntergeschlagen (Fig. 404, 4) und etwas nach der einen Seite gebogen. Sie ist in der Regel bräunlich und besonders dicht mit Sekretdrüsen und Raphidenzellen versehen. Eine Hydathode findet sich nicht an der Spitze. Das Vorhandensein einer Träufelspitze ist insofern auffallend, als Stahl in W.-Java bei Unbenetzbarkeit der Spreite nie eine solche vorfand, vielmehr stets mit ihr eine hochgradige Benetzbarkeit der Blattoberseite verbunden fand. Das Blatt von *Tamus* ist nun aber ausgesprochen unbenetzbar, indem seine Ober- und oft auch seine Unterseite einen starken, oft firnißartigen Glanz besitzt (Fig. 407), der jedenfalls durch das Produkt der mehr oder weniger zahlreichen, in der Jugend des Blattes dicht beieinanderstehenden Köpfchenhaare (Fig. 408, 5) hervorgerufen wird. Trotz-

dem scheint mir die Zweckdienlichkeit der Einrichtung einleuchtend, da gerade am Waldrand die Blätter besonders stark von auffallenden Tropfen zu leiden haben, und da, wie schon erwähnt, der bogenförmige Verlauf der eingesenkten Adern, sowie die Längsstreifung der Kutikula der über ihnen liegenden Epidermiszellen die Zuleitung des Wassers zur Blattspitze vollkommen besorgen.

Die Blattanatomie (Fig. 408, 3—5) zeigt wenig auffallende Besonderheiten.

Die Spaltöffnungen (Fig. 408, 5) sind einfach, ohne Nebenzellen und nicht eingesenkt; sie finden sich in großer Zahl nur auf der Unterseite der Spreite und außerdem noch in den Tälchen zwischen den Rillen des Blattstiels und Stengels. Die Epidermiszellen sind im Blattgewebe polygonal, mit mehr oder weniger gewellten Querwänden. Sie besitzen eine mäßig verdickte Außenwand mit deutlicher Kutikula; ihr Zellsaft führt stets Schleim. Die Palisadenzellen schließen dicht aneinander, sind kurz und stehen in 1—2 Schichten. Das Mesophyll wird von Sternparenchym mit großen rundlichen Interzellularen gebildet. Die untere Epidermis unterscheidet sich nicht wesentlich von der oberen. Um die Nerven herum ist, besonders auf der Blattunterseite, ein reichlich Schleim führendes, kollenchymatisch verdicktes Wassergewebe ausgebildet.

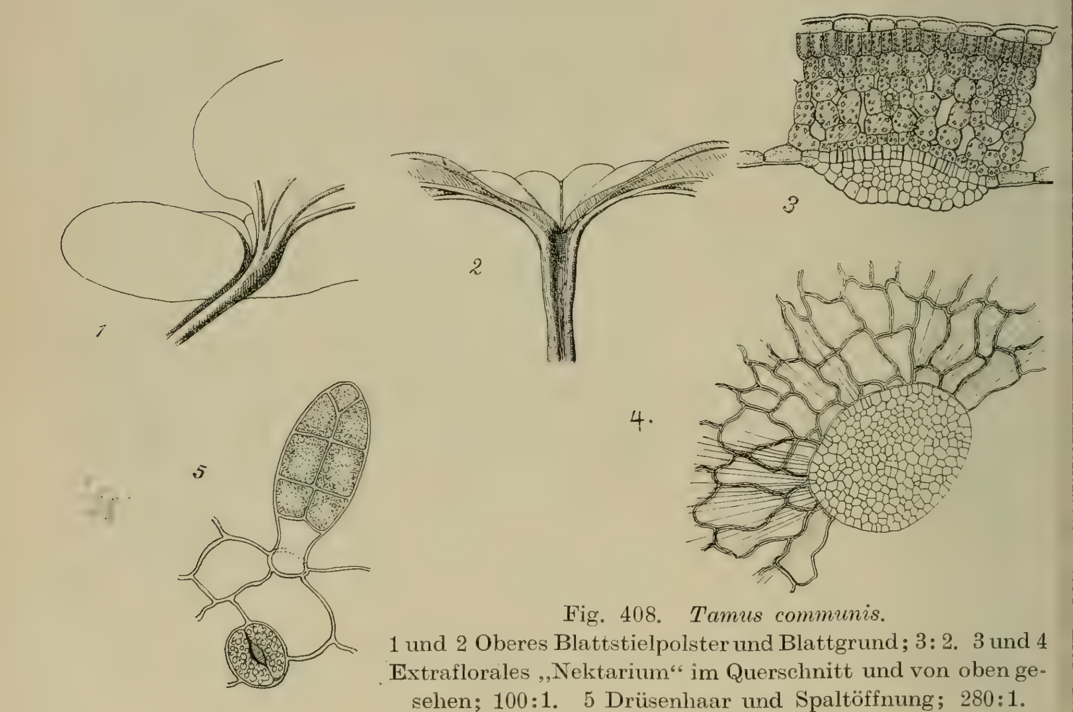


Fig. 408. *Tamus communis.*
1 und 2 Oberes Blattstielpolster und Blattgrund; 3:2. 3 und 4 Extraflorales „Nektarium" im Querschnitt und von oben gesehen; 100:1. 5 Drüsenhaar und Spaltöffnung; 280:1.

Als besondere Organe kommen *Tamus* wie den meisten *Dioscoreaceen* noch sog. extranuptiale Nektarien zu, wie sie von Delpino (**33**) und Correns (8) beschrieben wurden. Sie finden sich ohne bestimmte Regel meist zu 2—4 auf der Blattunterseite in den Winkeln zwischen den Hauptnerven und hin und wieder zu 1—3 oben oder unten im vorderen Drittel des Mittellappens. Es sind winzige, in der Jugend etwas erhabene, später schwach eingesenkte, unauffällige Organe, meist mit einem bräunlichen Punkt in ihrer Mitte. Anatomisch stimmen sie fast genau mit den von Correns bei *Dioscorea sinuata* beschriebenen überein. Das feinzellige Sekretgewebe wird später teilweise verkorkt, wodurch es von dem umgebenden Gewebe

abgeschlossen wird. Die Epidermiszellen gruppieren sich strahlenförmig um die Organe herum, und ihre Kutikula ist, wie schon Correns erwähnt, wie um die Drüsenzotten und die Spaltöffnungen herum radial gefältelt. Die Funktion der Organe ist rätselhaft. Als Nektarien dürften sie nach meinen Beobachtungen an *Tamus* kaum bezeichnet werden, denn Ameisen und andere Insekten, die hin und wieder sich auf die Pflanze verirren, gehen, auch bei ganz jungen Exemplaren, stets achtlos an ihnen vorüber. Allerdings soll, wie Delpino für *Dioscorea sativa* beschreibt, in der Jugend eine schwache Sekretion stattfinden. Die Streifung der Kutikula und die Stellung der Organe in der Nähe größerer Gefäßbündel läßt den Gedanken aufkommen, es könnte sich hier um wasseraufnehmende Organe handeln; doch sind keine Beobachtungen darüber gemacht worden.

Im Blattgewebe fallen, bei Durchsicht als helle Strichelchen schon bemerkbar (5), vor allem noch zahlreiche, große, in der Richtung der Nerven gestreckte Raphidenzellen auf, die dicke Bündel von Kristallnadeln, von wasserhellem Schleim umgeben, enthalten. Sie finden sich übrigens in der ganzen Pflanze, vom Keimling bis zur Beere, und schützen sie meist in vollkommener Weise gegen Schnecken.

Das Blatt von *Tamus* ist trotz seiner geringen Dicke und trotz seiner großen Spreite außerordentlich widerstandsfähig gegen Vertrocknen, weit mehr als die Blätter unserer übrigen einheimischen Schlinggewächse. Abgeschnittene Blätter oder Sproßteile erhalten sich nicht nur Stunden oder Tage lang frisch, sondern bei etwas kühlerem Wetter während 2—3 Wochen, ohne ihre Turgeszenz zu verlieren und ohne dabei in Wasser gestellt zu sein. Schließlich ist der Vorgang des Absterbens meist überhaupt kein eigentliches Welken bezw. Vertrocknen, sondern es wird das Blatt infolge des Eindampfens seines schleimigen Inhalts allmählich weicher, der Eintritt des Saftes in die Interzellularen macht die Spreite mehr und mehr transparent, schließlich zerfällt das Gewebe und der Stiel knickt etwas über dem unteren Gelenkpolster ab. Darin zeigt sich wieder der monokotyle Charakter des Blattes. Im Herbst geht das saftige Grün des Blattes allmählich in ein leuchtendes Hellgelb über, dem bisweilen eine mehr oder weniger dunkel braunviolette Tönung vorausgeht. Wie Lecoq schon richtig bemerkt, zeigen die männlichen Pflanzen diese Herbstfärbung zu einer Zeit, wo die Blätter der weiblichen noch frisch grün erscheinen. Doch tritt die Erscheinung noch lange nicht nach Abschluß der Blütenperiode im Juli, sondern erst etwa Mitte September bei uns ein. Entsprechend der früheren Entlaubung der männlichen Pflanzen zeigt sich an diesen im Frühling eine etwas frühere Belaubung als bei weiblichen Exemplaren, was wohl mit der notwendigerweise früher beginnenden Entwicklung der reichblütigen männlichen Infloreszenzen zusammenhängt.

Beim Durchschneiden irgend eines Pflanzenteiles tritt stets eine stark schleimig schmierige Flüssigkeit zu Tage, deren Vorhandensein auch in der Knolle ja gerade der Pflanze den Namen einbrachte. Bei anatomischer Untersuchung erkennt man, daß der Schleim vor allem den peripheren Geweben der oberirdischen Sprosse, der Epidermis und den kollenchymatisch verdickten Geweben des Stengels, der Blattstielpolster und der Unterseite der Blattnerven eingelagert ist. Daraus schon ergibt sich leicht seine ökologische Bedeutung als wasserspeichernde Substanz bezw. als Transpirationsschutzmittel, wie dies für andere Pflanzen von Westermaier (39), Walliczek (38) und Lazniewski (**108**) ausgesprochen wurde. Da aber schon die jüngsten, im Wachstum befindlichen Pflanzenteile viel Schleim führen, ist die von Hanstein, Haberlandt (**61**) und Prescher vertretene Ansicht, daß es sich bei seiner Ausbildung um einen Schwellapparat beim Wachstumsprozeß handelt, der die Zugspannung der Membran verstärkt und das Wachstum beschleunigt, durchaus nicht von der Hand zu weisen. Im Gegenteil, bei der außerordentlichen Wachstumsgeschwindigkeit gerade von *Tamus* (bis 19.6 cm in 24 Std.) ist diese zweite Funktion des Schleimgehaltes höchst wahrscheinlich.

Knospen. Wie bei den meisten *Dioscoreaceen* (30) finden sich auch bei *Tamus* in der Regel mehrere Achselknospen, von denen eine hinter der andern steht. Meist entwickelt sich von diesen, wenn überhaupt Seitenäste gebildet werden, nur eine. Es ist dies jedoch nicht immer die zuerst angelegte, die in den unteren Blattachseln im Frühjahr ca. 1—2 cm lang geworden, dann aber im Wachstum stehen geblieben war, sondern öfters eine hinter ihr liegende.

Blüten (Fig. 409—411). *Tamus* ist zweihäusig. Die Geschlechter sind mit Sicherheit erst an ihren Blütenständen voneinander zu unterscheiden, die Ende Mai bis in den Juli zur Entwicklung gelangen (Fig. 409). Die männlichen Pflanzen sind stets in größerer Zahl vorhanden als die weiblichen, nach meinen Beobachtungen finden sich an einem bestimmten Standort meist 2—3 mal so viel der ersteren Art. Meist tragen erst die ca. 2 m (bei jungen Exemplaren 1 m) über dem Boden stehenden Blätter in ihren Achseln Blütenstände. Die männlichen Blütenstände sind wenig- bis vielblütige, 2—60 cm lange Rispen, in denen die Blüten zu 2—4 in kleinen Wickeln beisammen stehen. Ihre Zusammensetzung ist um so reicher, je tiefer am Stengel das Tragblatt steht und je älter das Exemplar ist, aus dem dieser entspringt. An jungen, 6—8jährigen Pflanzen enthält ein Blütenstand nur 1—5 Blüten, an alten



Fig. 409. *Tamus communis*.
Teile einer blühenden weiblichen (links) und männlichen (rechts) Pflanze.
Verkl. (Nach Brenner.)

oft 100—200. Die Verzweigung der Rispe ist, abgesehen von den zahlreichen, aber kurzen Wickeln, nur bei starken Exemplaren mit 30—60 cm langen Blütenständen eine reichliche. Es finden sich dann am Grunde des Hauptastes ein bis mehrere abstehende Seitenäste, die ihrerseits wieder Wickel tragen. Hin und wieder zeigen die unteren Rispenäste an ihrem Grunde nicht nur Schuppen, sondern mehr oder weniger reduzierte assimilierende Laubblätter. Im Schatten ist die Zusammensetzung der Blütenstände eine reichlichere, aber auch lockerere, als an besonnter Stelle. Die Rispe ist zunächst schräg aufwärts gerichtet und schaut, mit dem sie tragenden Blatt abwechselnd nach rechts und links gewendet, etwa 40° zum Horizont geneigt, hinter jenem hervor. Ihre noch wachsende Spitze ist etwas übergeneigt. In dem Maße, wie sie sich verlängert, biegt sich oft der ganze Blüten-

stand durch sein Gewicht mehr oder weniger herunter, ohne jedoch auf die Dauer die positiv phototropische Einstellung des wachsenden Teiles zu stören. Die einzelnen Blüten sind 0,5—2 cm lang gestielt und stehen infolge Fruchtbarkeit des Vorblattes (41) in 2—4blütigen büscheligen Wickeln. Sie sind bei der Anthese schräg abwärts gerichtet, sodaß das offene Innere vor Regen geschützt ist. Die 6 radförmig ausgebreiteten Perigonabschnitte der etwas glockenförmigen Krone (Fig. 410, 1—6), sind hell gelblichgrün, die 3 äußeren meist etwas zugespitzt, die 3 inneren abgerundet. Die Praefloration ist dachig. Der Durchmesser der Krone beträgt 6—8 mm. Die 6 in 2 Kreise gestellten Staubblätter bilden, am Grunde des Perigons eingefügt, eine ca. 4 mm hohe Säule und wenden ihre gewölbten Fächer, die durch ein etwas verbreitertes Konnektiv verbunden sind, nach außen. Die aufgesprungenen Fächer erscheinen gleichmäßig mit dem gelben, ziemlich trockenen und kleinkörnigen (25 μ) Pollen bedeckt. Innerhalb der Staubfadensäule ist stets deutlich das rudimentäre dreiteilige Gynäceum erkennbar.

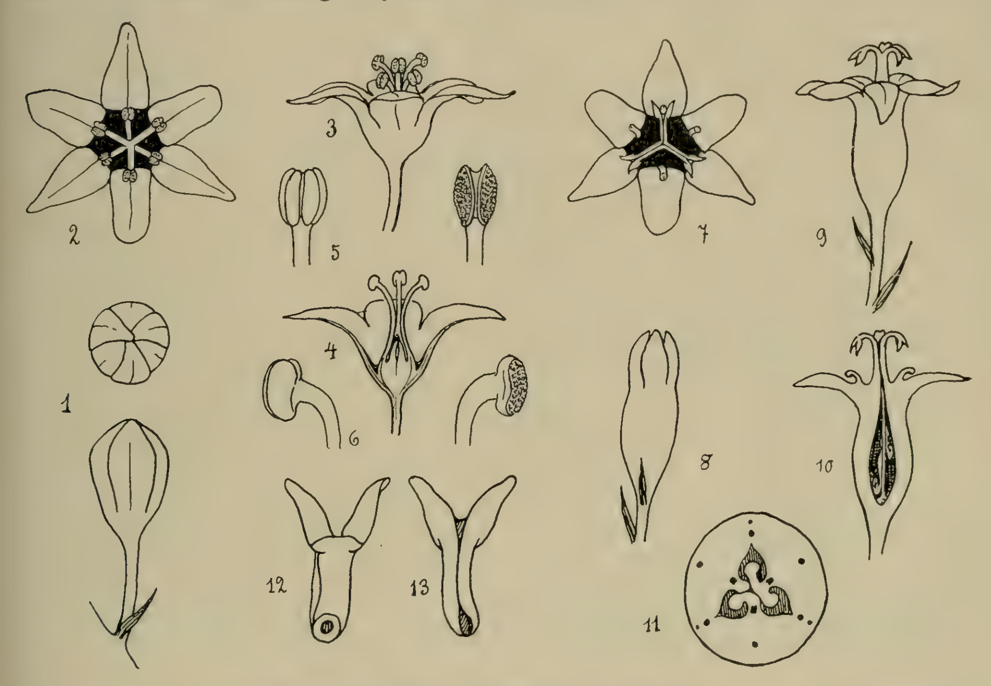


Fig. 410. *Tamus communis.* Blüten.
1—6 Männliche Blüte. 1 Knospe von oben und von der Seite, 4:1. 2 und 3 Offene Blüte von oben und von der Seite, 4:1. 4 Dieselbe halbiert, die rudimentären Pistille sichtbar, 4:1. 5 und 6 Staubbeutel von vorn und von der Seite, geschlossen und offen, 13:1. 7—13 Weibliche Blüte. 8 Knospe, 4:1. 7 und 9 Offene Blüte von oben und von der Seite, 4:1. 10 Dieselbe halbiert, die Staminodien sichtbar, 4:1. 11 Querschnitt des Fruchtknotens, 8:1. 12 und 13 Narbe von unten und von oben, 13:1. (Orig. B.)

Die männlichen Blüten öffnen sich in der Regel am Nachmittag und bleiben ununterbrochen während 3—4 Tagen geöffnet. Im Grunde des Perigonbechers wird in ziemlich reichlicher Menge Nektar abgesondert. (Delpino und Uline erwähnen ihn nur in den weiblichen Blüten.) Ein schwacher, aber doch, vor allem abends, gut wahrnehmbarer Honigduft lockt die Besucher an, die namentlich Nektar sammeln. Der Pollen haftet an behaarten Stellen leicht an. Die Reihenfolge des Aufblühens der Blüten einer Rispe ist folgende: Zuerst entfalten sich der Reihe

nach von unten nach oben die ersten Blüten der übereinander stehenden Wickel und zwar jeden Tag 1—4 (je nach der Witterung). Mit dem Aufblühen der ersten Blüte des ca. 7.—9. Wickels (also nach 3—6 Tagen) geht die zweite des ersten auf, beim Aufblühen der ersten des 15.—20. Wickels (nach weiteren 3—6 Tagen) öffnen sich die zweiten Blüten des 7.—9. und die dritten des ersten Wickels usf. Da gleichzeitig der Beginn des Blühens der verschiedenen Rispen von unten nach oben fortschreitet, die oberen aber weniger Blüten enthalten, ist nach kurzer Zeit die Pflanze dicht mit offenen Blüten bedeckt, nach Verlauf von 3—4 Wochen, Mitte bis Ende Juni, jedoch rasch davon entblößt.

Die weiblichen Blütenstände sind viel einfacher gebaut. Bei jungen Exemplaren einblütig, bilden sie bei alten Stöcken kurze, 10—20 blütige Büschel, die aber, da das Vorblatt steril bleibt (41), einfache Trauben darstellen. Auch hier kann am Blütenstand noch ein reduziertes Laubblatt ausgebildet werden. Die Trauben stehen meist schräg abwärts und zeigen besonders an ausgesprochen einseitig belichteten Stellen ebenfalls eine deutliche Wendung nach der hellen Seite hin. Die Einzelblüte (Fig. 410, 7—13) ist in der Regel kürzer gestielt als die männliche und kleiner als diese, 5—6 mm im Durchmesser. Ihr Perigon ist gleich gestaltet. Die 6 Staubblätter sind meist deutlich als kleine Hörnchen am Grunde des wenig vertieften Blütenbechers zu sehen. In der Mitte des letzteren erhebt sich, die Krone um 1½—2 mm überragend, die Griffelsäule, die sich oben, über dem äußeren Perigon in drei ankerförmig umgebogene zweilappige papillöse Narben teilt. Das Ende jeder Narbe hat Hufeisengestalt (27) und kehrt die zum Auffangen des Pollens geeignete, durch Umschlagen der Lappen (Fig. 409, 13) entstehende Öffnung nach unten. Der Griffelkanal hat auf dem Querschnitt dreieckige Gestalt; er führt in die drei unvollständig getrennten Fächer des unterständigen, 3—4 mm langen Fruchtknotens. Dieser enthält 3 Placenten, die unten einfach, oben aber in zwei Teile getrennt sind. Sie breiten sich je auf zwei benachbarten Fruchtblättern aus. Jede Placenta trägt auf ungleicher Höhe 2 Samenanlagen, eine rechts und eine links, sodaß in der Frucht normalerweise jedes Fach 2 Samen enthält, die den 2 benachbarten Placenten angehören. Die anatropen Samenanlagen hängen an einem kurzen, aber dicken Funiculus; sie besitzen 2 Integumente (27).

Die weiblichen Blüten öffnen sich in der Reihenfolge von unten nach oben und bleiben während ca. 6 Tagen ununterbrochen geöffnet (die gegenteilige Angabe Lecoqs und Vauchers ist — für unsere Gegenden jedenfalls — unrichtig). Sie enthalten am Grunde der Griffelsäule ebenfalls Nektar und werden wie die männlichen Blüten deshalb von Insekten besucht. Zum Schutz gegen Regen sind auch sie in der Richtung ihrer meist kurzen Traubenachse schräg abwärts gewendet (mit Ausnahme einzeln stehender Blüten, die oft aufrecht stehen) (Fig. 409). Als Seltenheit fand ich am Grenzacherhorn bei Basel ein Exemplar von *Tamus* mit teilweise zwitterigen Blüten. Die Form der Blütenstände hielt dabei die Mitte zwischen normalen männlichen und weiblichen inne.

Die Bestäuber der *Tamus*-Blüten rekrutieren sich vor allem aus der Gruppe der Dipteren, ich beobachtete als eifrigen Besucher eine *Empis*-Art, außerdem kleine Erdbienen und zahlreiche kleine Käfer, ausnahmsweise auch die Honigbiene, die aber für die Bestäubung weniger in Betracht fallen dürfte. Nach Knuth (**102**) sind noch keine Beobachtungen über die Bestäubung gemacht worden. Die *Empis* spec. erscheint für regelrechten Besuch ganz besonders geeignet, indem sie beim Honigsaugen mit ihrem beidseitig am Flügelgrunde mit derben Haaren besetzten hohen Thorax unfehlbar an die extrorsen Antheren wie an die hakenförmigen Narben anstößt (Fig. 411). Windbestäubung, wie sie Uline vermutet, halte ich wegen der doch verhältnismäßig spärlichen Pollenproduktion und des Fehlens eines richtigen Stäubens, sowie wegen der Kleinheit und Stellung der Narben für ganz ausgeschlossen; eher noch könnte man bei dem nicht gerade selten vorkommenden

gegenseitigen Umwinden weiblicher und männlicher Pflanzen annehmen, daß hin und wieder Pollen direkt auf benachbarte Stempelblüten herunterfällt. Parthenokarpie, die nach Gärtner (**51**, S. 563) in ausgezeichnetem Grade vorkommen soll, habe ich nicht feststellen können. Die Hauptbesuchszeit der Blüten ist, entsprechend dem Zeitpunkt der Anthese, vor allem der spätere Nachmittag, wenn die Blütenstände zumeist schon beschattet sind. Noch ist zu erwähnen, daß der Hauptblütezeit im Juni hin und wieder bei kräftigen Exemplaren ein Nachblühen im Herbst (Sept. bis Okt.) folgen kann. 1909 beobachtete ich zu dieser Zeit an einem Standort mehrere männliche und weibliche Stöcke mit zahlreichen, aber wenigblütigen Blütenständen an starken, aber später entwickelten Seitentrieben.

Die männlichen und weiblichen Blüten schließen beim Verblühen ihre bald verdorrenden Perigonblätter. Jene fallen nach längerer oder kürzerer Zeit ab, doch sind noch lange, oft bis ins nächste Jahr hinein, Teile der dürren Rispenäste sichtbar. An den befruchteten weiblichen Blüten schwellen die Fruchtknoten rasch an.



Fig. 411. *Tamus communis.*
Weibliche (links) und männliche Knospe und Blüte, auf letzterer eine bestäubende *Empis* sp. 5:1. (Orig. B.)

Frucht (Fig. 412). Die rundlichen oder ovalen, zuerst saftig grünen, glänzenden Beeren stehen zu 1—20 an den dicker werdenden Traubenästen und reifen im Oktober. Durch ein leuchtendes Gelb geht die Farbe ihres ziemlich dünnen, aber saftigen Fruchtfleisches und ihrer derben glänzenden Oberhaut in ein prächtiges Korallenrot über, das der Pflanze besonders zur Zierde gereicht. Es gibt woh kaum einen schöneren Anblick als den, den ein mit Früchten behangener starker Trieb von *Tamus*, an jungen Stämmchen in die Höhe gewunden oder girlandenartig die Büsche verkleidend, mit seinen saftig grünen Blättern gewährt. Die volle Reife erlangen die Beeren erst, wenn die kälteren Nächte Ende Oktober auch die Blätter der weiblichen Stöcke verfärbt haben. Erst dann beginnen auch Vögel, vor allem

die Schwarzdrosseln, die Beeren aufzusuchen, tragen sie fort und trennen das saftige Fruchtfleisch von dem ungenießbaren, trockenhäutigen Innern. Man findet dann leicht die zunächst noch hellbraunen und auf der einen Seite oft leuchtend rot gefärbten Samen in Grüppchen beieinander in der näheren oder weiteren Umgebung der Mutterpflanze. Baillon (2) beobachtete, daß während der Nacht Schnecken das Perikarp benagten, worauf das Fleisch vertrocknete und die Samen wie aus einer Kapsel ausgestreut wurden. Das ist jedoch sicher nur eine ganz zufällige Art der Verbreitung, da Schnecken in der Regel wohl kaum an den 3—7 m langen Trieben in die Höhe klettern werden; ich beobachtete sie nur an jüngeren Pflanzen. Überdies waren es unreife Beeren, die in dem mir bekannten Fall benagt wurden. Infolge der Verletzung wurden sie frühzeitig rot, ohne jedoch keimfähige Samen zu enthalten.

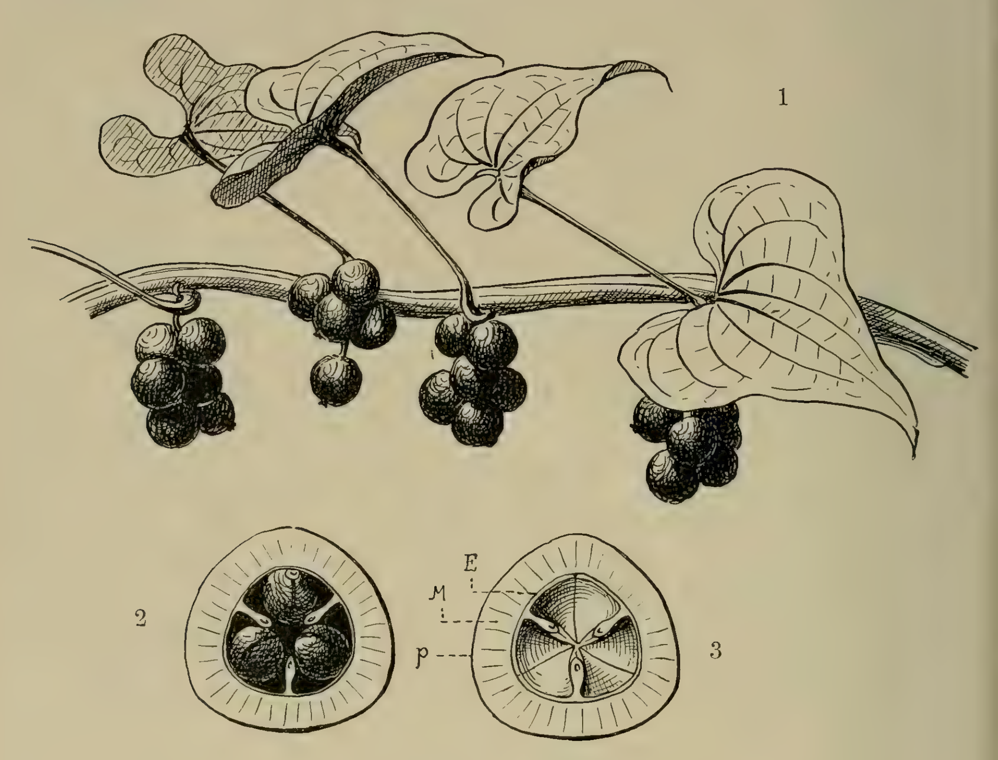


Fig. 412. *Tamus communis.*
1 Fruchtzweig einer älteren Pflanze, 1:2. 2 Oberer Teil einer halbierten Frucht, 5:2. 3 Derselbe nach Entfernung der 3 Samen, 5:2. p Epikarp, M Mesokarp, E Endokarp. (Nach Brenner.)

Die Fruchtwand besteht aus einem fleischigen saftreichen Perikarp und einem pergamentartigen hellbraunen Endokarp, das nach Entfernung der fleischigen Hülle wie eine Kapsel mit 3 deutlichen Mediastinen aussieht, die lokulizid sich öffnet (41). Bei Vertrocknen oder Faulen der Beere geschieht dies von selbst. Die Dreiteilung der Frucht ist häufig auch schon am Fruchtfleisch an schwachen Linien kenntlich. Nach Harsten (18) besteht der rote Farbstoff des Fleisches, der beim Trocknen außerordentlich lange sich unverändert hält, aus derselben kristallisierbaren, in Wasser unlöslichen, in Alkohol löslichen Substanz, die sich auch in den Früchten von *Solanum dulcamara* und *Asparagus officinalis* findet. Das Frucht-

fleisch schmeckt angenehm sauersüß, verursacht jedoch im Munde wegen der ziemlich zahlreichen Raphidenbündel einiges Brennen, der Schleimgehalt verbietet zu reichlichen Genuß der Beeren. Die Zahl der in jeder Frucht ausgebildeten Samen schwankt zwischen 1 und 6, in der Regel sind es 4 oder 5, die oft zu 2 dicht übereinander liegen und sich gegenseitig etwas abplatten.

Nach der Ausbildung der Früchte sterben auch die oberirdischen Teile der weiblichen Pflanze ab, und bald ist das Vorhandensein der Schmerwurz nur noch an den weißlichen glatten, mit den Resten der Blattstiele und Blütenästchen versehenen, weithin windenden Stengelresten zu erkennen.

19. Familie. **Amaryllidaceae.**

(Bearbeitet von F. Buxbaum.)

Wichtigste spezielle Literatur[1]).

1. Arber, A., Leaves of certain Amaryllids, Bot. Gaz., LXXII., 1921, S. 102—105.
2. — —, Monocotyledons, Cambridge Bot. Handb., Cambridge 1925.
3. Arcangeli, Comp. della Fl. Italiana, II. Aufl., 1894.
4. Baillon, Histoire des Plantes, Amaryllidac. Paris 1894.
5. —, Mémoire sur le développement des fleurs à couronne, Adansonia I, S. 90ff.
6. Baker, J. G., Handbook of the Amaryllideae, London 1888.
7. Benz, R., Die Vegetationsverh. d. Lavantthaler Alpen (Vorarb. z. e. Pflanzengeogr. Karte Österreichs, XI), Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, XI/2, 1922.
8. Berger, A., Die Agaven, Jena 1915.
9. Brehm, Tierleben, 4. Aufl. Vögel (bearb. v. Marschall, Hempelmann und O. zur Strassen), III. Bd., 1911.
10. Burbidge und Baker, The Narcissus, its history and culture, London 1868/69.
11. Burkill, J. H., Fertilisation of spring flowers on the Yorkshire Coast, Journ. of Bot. British and foreign XXXV (1897).
12. Courchet, M., Recherches sur les chromoleucites, Ann. d. scienc, nat. 7. sér. Bot., VII (1888), S. 335.
13. Delpino, F., Altri apparecchi dicogamici recemtemente osservati, Nuovo Giorn. Bot. Ital. II. (1870), S. 51—64.
14. —, sull nettario florale del Galanthus nivalis L., Malpighia I, S. 354; Ref. Bot. Centr., XXXVI., S. 124.
15. Dennert, Anatomie und Chemie der Blumenblätter, Bot. Centr., 38, S. 470, 514, 550.
16. Diels, L., Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europ. Sommerwaldes, Ber. D. Bot. Ges., XXXVI (1918), S. 337.
17. Draheim, W., Beitrag zur Kenntnis des Wurzelwerks von Iridac., Amaryllidac. u. Liliac., Bot. Archiv XXIII (1929).
18. Ebeling, M., Die Hauptorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen, Flora 68, (1885), S. 179, 195.
19. Eberstaller, R., Beitr. z. vergl. Anatomie der Narcisseae. Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., XCII. (1916), S. 87—105.
20. Ehrhardt, E., Chemische Untersuchungen d. wesentl. Bestandteile des Leucojum vernums u. d. Narcissus poeticus. Diss. Jurjew 1893. Ref. Bot. C. 60, S. 207.
21. Evers, Beitr. z. Flora des Trentino; Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1896, S. 88.

---

[1]) Die in Bd. I, Abt. 1, S. 24 ff. aufgeführte allgemeine ökologische Literatur wird im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert. Florenwerke sind nur insoweit aufgenommen, als sie nicht lediglich Standortsangaben enthalten.

22. Favarger, L. u. Rechinger, K., Die Vegetationsverhältnisse von Aussee in Obersteiermark. (Vorarb. z. e. pflanzengeographischen Karte Österreichs III). Abh. d. zool.-bot. Ges. Wien, III/2 (1905).
23. Filarszky, F., Über Blütenformen bei dem Schneeglöckchen (Galanthus nivalis L.). Természetrajzi Füzetek, 13 (1890), S. 173—176.
24. Fiori, Nuova Flora analytica d'Italia, Bd. I.
25. Formánek, Ed., Über Blütenabweichungen am Schneeglöckchen (Galanthus nivalis L.). Österr. Bot. Zeitschr., 1885, S. 345—346.
26. Fournier, Sur la fécondation des Phanérogames, Paris 1860.
27. Fritsch, K., Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse südeuropäischer Pflanzenarten, insbesondere solcher aus dem österreichischen Küstenlande. Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 124. Bd., Heft 3 u. 4 (1915).
28. Gain, E., Sur l'origine et la formation de l'hétérostylie d'après une étude biométrique du Narcissus Pseudonarcissus. Comptes rend. Assoc. franç. avanc. d. sc. Congrès Lille 1910, S. 549—556.
29. Gay, J., Note sur une anomalie bulbaire du Leucojum aestivum. Bull. soc. bot. France, VI (1859), S. 266—267.
30. — —, Nouvelles observations sur une anomalie bulbaire du Leucojum aestivum. Bull. soc. Bot. France, VII. (1860), S. 457—459.
31. Glück, H., Die Stipulargebilde der Monocotyledonen. (1901.)
32. Gottlieb-Tannenheim, P. v., Studien über die Formen der Gattung Galanthus. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien II/4 (1904).
33. Gould, Introd. to Trochilus, London 1861.
34. Graßmann, P., Die Septaldrüsen. Flora, LXVII (1884), S. 113—136.
35. Hansgirg, Pflanzenbiologische Untersuchungen, Wien 1904.
36. Hanstein, J., Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde, Berlin 1864.
37. Hardy, A. D., Pentamery in a flower of Narcissus. Proc. roy. Soc. Victoria, n. s. XXXI (1918), S. 7—8.
38. Hayek, A. v., Die xerothermen Pflanzenrelikte in den Ostalpen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1908, S. 308—318.
39. Hofmeister, W., Neue Beitr. z. Kenntn. d. Embryo-Bildung d. Phanerogamen. Bd. II, Monocotyledonea, Leipzig 1861.
40. Hollick in Meeting of the Torr. Bot. Cl., Bot. Centrb., 7., S. 93.
41. Irmisch, Th., Beitr. z. Morphologie d. monocotylischen Gewächse I. Amaryllidaceae, Halle 1860.
42. Kirchner, O., Blumen und Insekten, Leipzig und Berlin 1911.
43. Knoll, F., Insekten und Blumen; Abh. zool.-bot. Ges. Wien, Bd. XII (1921, 1922 und 1926).
44. Knuth, P., Beitr. z. Biologie d. Blüten, IV., 6, Leucojum vernum L. 7. Galanthus nivalis L. Bot. Centrbl., 74.
45. — —. Bloemenbiologische Bijdragen, Botanisch Jaarboek 1897.
46. — —, Über die zuckerführenden Gewebe in den Blüten von Galanthus nivalis und Leucojum vernum L. (Vorläuf. Mitt.) Schriften d. Naturw. Ver. f. Schleswig-Holstein 1898.
47. Kornhuber, A., Zur Zwiebelbildung bei der Gattung Leucojum. Österr. Bot. Zeitschr., XXXV (1885), S. 149—150.
48. Kronfeld, M., Die Entwicklung d. Spatha v. Galanthus nivalis. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, XXXVIII., 1. Quart. (1888), Sitzber., S. 26.
49. Leunis, Synopsis d. Pflanzenkunde, III. Aufl.
50. Lindinger, L., Die Bewurzelungsverh. großer Monocotylenformen u. ihre Bedeutung für den Gärtner. Gartenflora, LVII. (1908), S. 281—291, 308—318, 367—378.

51. Lindinger, L., Zur Anatomie u. Biologie d. Monocotylenwurzel. Beih. Bot. Centrbl., XIX., Abt. I (1906), S. 321—358.

51a. Ludwig, F., Blütennektarien d. Schneeglöckchens .... Biol. Centrbl. VIII (1888—1889), S. 225.

52. Menz, J., Beitr. z. vergl. Anatomie d. Gattung Allium nebst einigen Bemerkungen üb. d. anatomischen Beziehungen zw. Allioideen u. Amaryllidoideae. Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Classe, Bd. CXIX, Abt. I (1910), S. 475 bis 512.

53. Molisch, H., Kristallisiertes Karotin in der Nebenkrone von Narcissus poeticus. Ber. D. Bot. Ges., XXXVI (1918), S. 281—282.

54. Moreau, F., Nouvelles remarques sur la couronne des narcisses. Bull. Soc. Bot. France, LXII (1916), S. 129—131.

55. Müller, C., Beitr. z. vergl. Anatomie d. Blätter d. Gattg. Agave und ihrer Verwendung f. d. Unterscheidung d. Arten. Bot. Zeitung, 67 (1909), S. 93—139.

56. Müller, L., Grundzüge e. vergl. Anatomie d. Blumenblätter. Nova Acta d. Kais. Leopold-Carolin. deutsch. Acad. d. Naturforscher, Bd. LIX, Nr. 1. Ref.: Bot. Centrbl. 58, S. 61—76.

57. Nevole, J., Die Vegetationsverhältnisse des Ötscher- u. Dürrensteingebietes in Niederösterreich. (Vorarb. z. e. Pflanzengeogr. Karte Österreichs II.) Abh. d. zool.-bot. Ges. Wien, II./3 (1904).

58. Nicolas, G., Contribution à l'étude des synanthies. Revue gén. Bot., XXXV. (1923), S. 49—56.

59. — —, Des synanthies, à propos du Narcissus Tazetta. Comptes Rend. Ac. Sc. Paris, 174 (1922), S. 1126—1128.

60. Parkin, J., On some points in the histology of Monocotyledons. Ann. Bot., XII. (1898), S. 147—154.

61. Perriraz, J., Etude biologique et biométrique sur Narcissus angustifolius. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat., 5. sér., XLV (1909), S. 153—173.

62. — —, Etude biologique sur Narcissus angustifolius Curt. Verh. Schweiz. Naturf.-Ges. 1917 II (erschienen 1918), S. 218.

63. Pfeffer, W., Physiologische Untersuchungen, Leipzig 1870.

64. Porsch, O., Vogelblumenstudien I. Jahrb. wiss. Bot., LXIII (1924), S. 553—706; II. Jahrb. wiss. Bot., LXX (1929), S. 181—277.

65. Pospichal, Fl. d. österreichischen Küstenlandes, Leipzig-Wien 1897.

66. Ridgway, R., The humming birds. Smithson. Inst. U. S. Nat. Mus. 1892.

67. Roßner, F., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bestäubung und Blütendauer. Botan. Arch., III, 1923.

68. Roster, G., La fioritura del Agave nel giardino dell' Ottonella all' isola d' Elba. Bull. Soc. tosc. Orticult., XVI, Firenze (1916), S. 17—21, 34—37, 50—56, 65—72, 88—93.

69. Rüter, E., Über Vorblattbildungen bei Monocotylen. Flora, N.F. X (1918), S. 193 bis 261.

70. Schaffner, Zur Entwicklungsgeschichte des Embryos und Samens von Leucojum vernum. Flora (1860), S. 577—582.

71. Schniewind-Thies, J., Beitr. z. Kenntnis d. Septalnektarien, Jena 1897.

72. Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. II. Aufl. Zürich 1926.

73. Stenzel, G., Blütenbildungen beim Schneeglöckchen (Galanthus nivalis) und Samenanlagen bei der Eiche (Quercus pedunculata). Bibl. Bot., H. 21, 1890.

74. Taczanowsky, Ornithologie du Pérou. 1884.

75. Tammes, T., Ein neues, einen blauen Farbstoff erzeugendes Chromogen bei Galanthus nivalis und einigen anderen Spez. desselben Genus. Rec. trav. Bot. Néerland, XV (1918), S. 1—16.

76. Troll, W., Über Antherenbau, Pollen und Pollination von Galanthus L. Flora, N. F. XXIII, 1928, S. 321—343.
77. Trotter, A., Galanthus nivalis. Contrib. allo studio della variabilità, 1915.
78. Velenowsky, Vergl. Morphologie der Pflanzen. (Prag.)
79. Vollmann, Flora v. Bayern. Stuttgart 1914.
80. Voß, W., Bildungsabweichungen von Galanthus nivalis L. Österr. Bot. Zeitschr., XXXVII (1887), S. 162—167.
81. — —, Eine seltene Bildungsabweichung an der Frühlingsknotenblume Leucojum vernum L. Österr. Bot. Zeitschr., XXXV., 1885, S. 82—85.
82. Wehrhahn, H. R., Die Gartenstauden.
83. Zellner, J., Über die chemische Zusammensetzung der Agave americana L., nebst Bemerkg. über die Chemie der Succulenten im Allgemeinen. Zeitschr. f. physiologische Chemie, CIV (1918), S. 2—10.
84. Zimmermann, H. E., Nativesgathering Agave juice for pulque. Amer. Botanist, XXIII (1917), S. 11—12.

---

1. Gattung. **Galanthus L., Schneeglöckchen.**

1. Galanthus nivalis L.

2. G. Scharlokii Caspary.

Der einzige mitteleuropäische Vertreter der Gattung *Galanthus* ist, wenn man von dem nur in Gärten kultivierten *G. Scharlokii* absieht, den man wohl nur als eine Mutante von *G. nivalis* ansprechen darf, unser Schneeglöckchen, *G. nivalis L. G. Scharlokii* scheint etwa 1868 in der Rheinprovinz (Sobernheim an der Nahe) entstanden zu sein (vergl. 73, S. 12). Diese Form unterscheidet sich von der Stammart nur durch die in zwei Laubblätter aufgespaltene Spatha, mitunter auch noch durch eine diffuse Grünfärbung der äußeren Kronblätter, die überhaupt im Gegensatz zur Stammart nur selten rein weiß sind (vergl. 32, S. 43).

Standorte und Verbreitung (Fig. 413). Das Schneeglöckchen ist eigentlich ein bodenvager Bewohner des sommergrünen Laubwaldes, obwohl es einesteils auch auf Wiesen und Matten, sowie in Buschwäldern vorkommt, anderseits aber in Mitteleuropa bei weitem nicht das ganze Laubwaldareal bewohnt. Verständlich ist sein Fehlen im reinen Buchenwald, dessen langsam verwesende Fallaubschichte das Gedeihen niedriger Pflanzen verbietet, was schon daraus erhellt, daß auf steilen Hängen, denen der Laubbelag fehlt, *Galanthus* sehr gut gedeiht. Anders steht es mit der Laubwaldregion in den nördlicheren Teilen Mitteleuropas, die sicher in jeder Hinsicht geeignete Standorte für *Galanthus* bieten würden, denen er aber dennoch fehlt. Klimatische Gründe können hier nicht maßgebend sein, da man selbst am Nordkap *G. nivalis* ohne Winterdecke halten kann. Das Fehlen kann daher nur so erklärt werden, daß *Galanthus* infolge einer geringen Wanderungsgeschwindigkeit in Mitteleuropa noch nicht weiter vorgedrungen ist, während er im Orient, seinem Hauptverbreitungsgebiet, den Laubwald vollständig, bis hart an die Steppengrenze, erobert hat. Steppengebieten und den immergrünen Mediterrangegenden fehlt er, offenbar infolge der Dürre, und nur in den Südalpen (und im Kaukasus) steigt er bis in die alpine Region empor, so z. B. am Monte Baldo von der montanen Region bis zum höchsten Gipfel in 2200 m Seehöhe, wo er erst im Juni blüht (vergl. 32, S. 44 ff.).

Als erster Frühlingsbote wird das Schneeglöckchen allenthalben gerne kultiviert, und da es in Mitteleuropa leicht geeignete Standorte findet, ist es an vielen Stellen verwildert und so eingebürgert, daß es heute ganz unmöglich ist, das Areal seiner natürlichen Verbreitung festzustellen. Sein Auftreten in Obstgärten usw. in Gegen-

den, denen es sonst fehlt, ist wohl stets als auf Verwilderung beruhend zu betrachten, doch findet man es mitunter auch auf scheinbar natürlichen Standorten zweifellos eingeschleppt, wie z. B. in England, wo es sicher nicht spontan vorkommt.

Das Schwergewicht der allgemeinen Verbreitung der Gattung *Galanthus* liegt, wie oben erwähnt, im Orient, der außer *G. latifolius* Rupr. auf den Alpenmatten des Kaukasus und *G. Fosteri* Bak. im nördlichen Kleinasien eine Reihe von Formen beherbergt, die alle als *G. nivalis* sensu ampliore aufzufassen und durch Übergänge miteinander verbunden sind. Von der Südküste des Kaspischen Meeres erstreckt



Fig. 413. Verbreitungskarte von *Galanthus* in Mitteleuropa (nach Gottlieb-Tannenhain).

sich hier die Verbreitung durch den ganzen Kaukasus, mit Ausnahme der Steppengebiete, über die bewaldeten Küstenstriche Kleinasiens und den Südosten der Krim durch die ägäische Inselwelt als geschlossenes Areal bis über den ganzen Balkan. Von der Balkanhalbinsel aus reicht das *Galanthus*-Verbreitungsgebiet, im

Osten von der südrussischen Steppe scharf begrenzt, gegen Norden weit in das buchen- und tannenlose russische Waldgebiet und gegen Westen längs der adriatischen Küste über die Poebene in einem südwärts gerichteten Streifen über den Apennin bis zum nordwestlichen Teil Siziliens. Dieser Streifen reicht bei Rom bis an die Küstenniederungen. Über die Südalpen und längs der Riviera erstreckt sich ein Arm des Gebietes an die Pyrenäen, wo *Galanthus* bis 1000 m steigt, und von hier nordwärts über Süd- und Westfrankreich bis Belgien. An diese Areale schließt sich der mitteleuropäische Verbreitungsbezirk unmittelbar an. Während jedoch im Osten nur die Steppe der *Galanthus*-Verbreitung eine Grenze setzt — auch die Steppen Ungarns bilden eine *Galanthus*-freie Insel inmitten des Areals —, ist die Verbreitung in Mitteleuropa sehr lückenhaft.

Eine breite Ecke ragt vom südwestrussisch-polnischen Gebiet nach Schlesien[1]), wo sie gegen Südwest von den Sudeten scharf begrenzt wird; die nordwestliche Grenze verläuft nach Stenzel von Guhrau über Lüben und Bunzlau gegen die Sudeten. Sie wird also von den Liegnitz—Bunzlau—Görlitzer Sandgebieten gebildet, die von Föhrenwäldern, Torfmooren, *Calluna*- und *Cladonia*-Heiden bedeckt sind und dem *Galanthus* daher keine Lebensmöglichkeit bieten. Auch dem höheren Gesenke fehlt *Galanthus*, da hier von 450 m an der Fichtenwald vorherrscht. Mit dem Laubwald steigt *Galanthus* in Gemeinschaft mit vielen Laubwaldpflanzen ziemlich hoch in die Karpathenvorberge, wo er auf dem 620 m hohen Tul, südöstlich von Teschen, und auf den Czantorybergen vorkommt. Die Eichenwälder längs der Oder und dem Unterlauf ihrer Nebenflüsse werden von *Quercus robur*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Tilia*, *Acer campestre* u. a. gebildet und besitzen reiches Unterholz. Hier tritt *G. nivalis* mit *Anemone nemorosa* und *ranunculoides*, *Viola silvatica* und *Riviniana*, sowie *Convallaria majalis* massenhaft auf. Ebenso in den Eichenwäldern der übrigen Ebene, wo sich ihm jedoch als Begleiter *Anemone ranunculoides*, *Isopyrum*, *Corydalis cava*, *C. fabacea*, *Viola silvatica* und *Riviniana*, ferner *Adoxa*, *Asarum*, *Gagea lutea* und andere Laubwaldpflanzen beigesellen. Stenzel (73) fand bei Durchsicht von etwa 70 000 *Galanthus*-Blüten aus der Umgebung von Breslau alle Übergänge von *G. nivalis* sensu strict., der außen nur um die Einkerbung der inneren Blumenkronblätter grün ist, bis zu typischen „*Neo-Galanthus*"-Formen mit auch in der unteren Hälfte grünen inneren Perigonblättern, und ferner Annäherungen an die subsp. *plicatus* M. B., der sich durch die in der Jugend replikaten Blätter von *G. nivalis* s. strict. unterscheidet. Von diesen an Zahl geringen Ausnahmen abgesehen, kommt jedoch auch in Schlesien — wie im ganzen von hier westlichen Verbreitungsgebiet — nur der typische *G. nivalis* vor.

Südlich der Sudeten[2]) ragt eine zweite Zunge aus dem östlichen Gebiet gegen Nordwest. Sie breitet sich über ganz Mähren bis an die böhmisch-mährische Höhe und in einem schmalen Streifen südlich der Hoch-Sudeten durch das Gebiet der oberen Elbe und ihrer nördlichen und östlichen Nebenflüsse bis ins Leitmeritzer Mittelgebirge bei Rumburg und Schluckenau aus; an der sächsischen Grenze ist das Indigenat fraglich, da diese Punkte zu sehr gegen das *Galanthus*-freie Sachsen vorstoßen. Im Erzgebirge ist *Galanthus* von Rotenhaus bei Komotau und Hauenstein bekannt, wo er wahrscheinlich auch nur verwildert ist. Westlich einer Linie, die von Neuhaus in der Böhmisch-Mährischen Höhe, nördlich von Prag nach Eger

[1]) Grabowsky, Fl. v. Oberschlesien u. d. Gesenkes, 1843; Wimmer, Fl. v. Schlesien, 1857; Fiek, Fl. v. Schlesien, 1881; Schube, Die Verbreitung der Gefäßpflanzen in Schlesien, 1903; Stenzel in v. Gottlieb-Tannenhain (32), S. 58.

[2]) Oborny, Fl. v. Mähren u. österr. Schlesien, 1885; Oborny, D. Fl. d. Znaimer Kreises, Verh. naturf. Verein Brünn, Bd. 17 (1879); Čelakowsky, Prodrom, Fl. v. Böhmen 1867—1875, Nachträge bis 1880; Hayek, Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns I., 1916.

verläuft, fehlt *Galanthus* in Böhmen vollständig. Im Egertal selbst bei Saaz und Laun kommt *Galanthus* in Begleitung von *Paris quadrifolia*, *Scilla bifolia*, *Ranunculus auricomus* usw. noch in Auwäldern vor, die aus *Ulmus laevis*, *Fraxinus excelsior*, *Acer Pseudoplatanus*, *Populus tremula*, *Prunus Padus*, *Salix cinerea*, *Rhamnus Frangula* etc. gebildet werden. Von Neuhaus scheint sich die Grenze des *Galanthus*-Gebietes erst etwas südlich zu wenden und dann längs der Thaya zu verlaufen. So findet man *Galanthus* im Viertel ober dem Manhartsberg nur am Thayaufer bei Raabs. Ferner kommt er zwar bei Znaim in Mähren noch vor, fehlt aber schon bei Retz. Im Rohrwaldgebirge (Viertel unterm Manhartsberg) in Niederösterreich findet man ihn im Laubwald, aber nicht im Föhrenwald.

Längs der Donau zieht sich das *Galanthus*-Gebiet weit nach Westen. Ausgedehnte Auwälder, die hauptsächlich aus *Populus alba* und *P. nigra* mit eingesprengten Weiden-, Erlen- und Ulmengruppen bestehen, begleiten die Donau, und hier kommt *G. nivalis* oft in ungeheuren Massen vor. Bei Lichtung der Auwälder durch den Menschen scheint das Schneeglöckchen jedoch zu verschwinden. Wiesen innerhalb der Auwälder tragen wenigstens nur wenige, kümmerliche Exemplare, und den hier angelegten Feldern fehlt es vollständig. Auf den Wiener Flyschbergen kommt es am Leopoldsberg und Bisamberg im Mischwald und an buschigen Waldrändern, nächst Hütteldorf im Ufergebüsch des Halterbaches und endlich am Gipfel des 893 m hohen Schöpfl massenhaft auf einer Wiese vor. Interessant ist das *Galanthus*-Vorkommen am Hermannskogel, nordwestlich von Wien, der gleichfalls noch den Wiener Flyschbergen angehört (542 m), (vergl. 32, S. 53). Während nämlich der größte Teil dieser Region von ungeheuren Buchenwäldern bedeckt wird, deren Fallaub kleineren Pflanzen das Fortkommen unmöglich macht und denen daher auch das Schneeglöckchen fehlt, trägt der Gipfel des Hermannskogels einen kleinen Eschenbestand, der aber scharf begrenzt ist. Außer *Acer campestre*, *A. platanoides* und *A. Pseudoplatanus*, sowie *Carpinus betulus* sind hier zwar als vereinzelte Einsprenglinge auch Buchen verteilt, doch die umgebenden Buchenbestände enthalten gar keine Eschen. Hier kommt *G. nivalis* massenhaft vor, daneben *Allium ursinum*, *Corydalis cava* und *Ranunculus Ficaria* bestandbildend, und in geringerer Menge *Mercurialis perennis*, *Arum maculatum*, *Gagea lutea*, *Anemone Hepatica* u. a. m. In den umgebenden Buchenforsten fehlt ab etwa 20 Schritten vom Eschenwald *Galanthus* vollkommen; in der Übergangszone findet man noch vereinzelte Exemplare, die das Buchenlaub zwar durchbohrt haben, sich jedoch nicht mehr befreien können und daher verkümmern, ein Beweis, daß nur das den Boden bedeckende Laub das Fortkommen von *Galanthus* im reinen Buchenbestand verhindert. Die Erhebungen haben ergeben, daß der Eschenwald am Hermannskogel ein Rest der ursprünglichen Bewaldung ist, während die Buchenwälder nachträglich vom Menschen angelegt wurden, wodurch ein ehemals umfangreiches Verbreitungsgebiet von *Galanthus* samt seinen Begleitern auf ein winziges Areal zurückgedrängt wurde. Ähnliche Verhältnisse fand ich am Parapluiberg im Wienerwald, wo *Galanthus* gleichfalls nur in der Gipfelregion, hier aber dafür in ganz ungeheuren Massen vorkommt. Sogar inmitten ziemlich festgetretener Fußsteige drängen sich seine Glöckchen zutage. Im Wienerwald und dem anschließenden Zug der Wiener Voralpen kommt er auch in Buchen-Föhren-Mischwäldern in der Gegend von Rodaun mit *Gagea lutea* und mit *Corydalis* in Gebüschen auf steinigem Untergrund vor, ferner am Anninger. Am Hocheck fand ihn Gottlieb-Tannenhain nur an einer Stelle unter *Crataegus*-Gebüsch in einem Fichten-Buchenmischwald und seltener auf Waldwiesen in 700—900 m Höhe. Der letzte Standort in diesem Gebiete gegen die niederösterreichischen Hochalpen liegt in etwa 1000 m Höhe am Wiener Unterberg an buschigen Stellen. Den niederösterreichischen Hochalpen, die von ausgedehnten Fichtenwäldern bedeckt sind, fehlt *Galanthus* ebenso wie dem Wechsel.

Im Viertel unter dem Wienerwald wurde *Galanthus* nur noch im Leithagebirge gefunden.

Im südwestlichen Niederösterreich (Viertel oberm Wienerwald) kommt *Galanthus* in den Donauauen und in den Auen der unteren Traisen, Pielach und Erlauf vor, steigt aber nicht bis zum Oberlauf dieser Flüsse auf und fehlt den Bergwäldern. Auch in den Auen der Erlauf fand ich (nächst Wieselburg), daß *Galanthus* bei der Rodung der Auwälder verschwindet. Ich konnte ihn hier nur bis scharf an den Waldrand finden, die anschließenden Wiesen waren vollständig frei von ihm. In den Auwäldern dagegen fand ich ihn massenhaft, nicht nur im Humus, sondern auch nächst dem Ufer in dem, nur durch eine wenige Zentimeter dicke Humusschichte bedeckten Schwemmsand. Diese Sandexemplare zeichneten sich sogar durch ganz besondere Größe der ganzen Pflanze wie der Blüten vor den übrigen aus[1]).

Der niederösterreichische Arm des Verbreitungsgebietes erstreckt sich nördlich der Zentralalpenkette, der *Galanthus* vollständig fehlt, noch weiter nach Westen. In Oberösterreich[2]) kommt er sicher wild vor allem in den Auen der Donau vor (bei Ottersheim) und nach Sailer mit *Daphne Mezereum*, *Corydalis cava*, *Pulmonaria* und *Scilla* in ungeheurer Menge am Nordhang des Kirnberges, an Waldrändern und auf feuchten Wiesen. Nördlich der Donau fehlt *Galanthus*, ebenso der Voralpen- und Alpenregion. Wahrscheinlich fehlt er auch den Salzburger Alpen, in deren Vorland er erst bei Weitwörth an der Salzach und bei Braunau (Oberösterreich) in den Auen des Inn vorkommt. Nordtirol[3]) ist *Galanthus*-frei. Am Inn finden wir ihn auch bei Passau (Bayern). Weiter westwärts im bayerischen und württembergischen Gebiet[4]), südlich der Donau, soll er bei Ravensburg und am Fuße der Alpen bei Benediktbeuern (südlich von München), hier in Wäldern und auf schattigen Wiesen wild vorkommen. Sonst bewohnt er in diesem Gebiete nur als seltene Pflanze Obstgärten, feuchte Wiesen und Gebüsche (keine Wälder), so daß man sein spontanes Vorkommen wohl anzweifeln muß. Um Regensburg, Augsburg und Landshut fehlt er ganz, ebenso rings um den Bodensee, soll aber am Rückenbach in der Weißen Reiti in Vorarlberg vorkommen.

Noch weiter westwärts finden wir das Schneeglöckchen wieder in der nordwestlichen Schweiz[5]); dieser Verbreitungsbezirk scheint jedoch ein Ausläufer des großen westlichen, südfranzösischen *Galanthus*-Gebietes zu sein, da einesteils die Verbindung mit dem östlichen Bezirk über Südbayern—Württemberg mehr als zweifelhaft erscheint, anderseits aber um den Bodensee eine nachgewiesene breite Verbreitungslücke besteht. Fehlt das Schneeglöckchen doch selbst in der Schwäbischen Alb, wo in steilen Buchenwäldern all seine gewöhnlichen Begleiter vorkommen. Auch in der Schweiz, wie überall am Nordrand der Alpen, dringt es nicht bis in die Hochalpen vor, sondern bleibt in den niedrigeren Regionen. So bewohnt es, strichweise massenhaft, das Schweizer Hügelland, vorwiegend auf Wiesen und in Baumgärten, aber auch in abgelegenen Schluchten und an Waldrändern, in engstem Anschluß an sicher wilde Pflanzen (nach Christ, **19**), so daß sein Indigenat hier doch keinem

---

[1]) Neilreich, Fl. v. Niederösterr., 1859; Neilreich, Fl. v. Wien, 1846; Halácsy u. Braun, Nachtrag z. Fl. v. Niederösterr., 1882; Beck v. Mannagetta, Fl. v. Niederösterr., 1890.

[2]) Sailer, Fl. v. Oberösterr., 1841; Brittinger, Fl. v. Oberösterr., 1862; Duftschmid, D. Fl. v. Oberösterr., I., 1879; Mik, Beitr. z. e. Fl. v. Freistadt, 1871; Vierhapper, Prodrom. d. Fl. d. Inn-Kreises in Oberösterr., I., 1884.

[3]) Sauter, Fl. d. Gefäßpfl. d. Herz. Salzburg, 1879; Hausmann, Fl. v. Tirol, 1859.

[4]) Daffner, D. Voralpenpfl., 1893; Schnizlein, Fl. v. Bayern.... Württemberg u. Baden, 1847; Sendtner, D. Vegetationsverh. Südbayerns, 1854; Weiß, Schul- u. Exkursionsfl. v. Bayern 1894.

[5]) Christ **19**, Schinz u. Keller, Fl. d. Schweiz, 1900.

Zweifel unterliegen kann. Den Anschluß an das westliche Areal bildet die Buchenregion des Schweizer Jura in 400—700 m Höhe, die aus Rotbuchen und Eichenwäldern mit einem Unterholz von Buchs und Schlehdorn besteht und die das Schneeglöckchen in Gemeinschaft mit *Orobus vernus*, *Asarum* und *Scilla* bewohnt. Auf die Alpenmatten des Jura konnte es freilich wegen des Tannen- (700—1300 m) und Fichtengürtels (1300—1400 m) nicht vordringen. Dem französischen Jura fehlt es vollständig. Dem ganzen Gebiet nördlich der Donau und dem Schweizer Jura geht *Galanthus* fast vollständig ab. Nur am Rhein[1]) sind einige Standorte bekannt, die wohl von diesem herabgeschwemmt sind, so im Elsaß in den Wäldern bei Markolsheim, unweit Kolmar, in den Rheinwäldern zwischen Speyer und Mannheim und — vielleicht nur verwildert — auf Wiesen bei Laubenheim, südöstlich von Mainz; sonst wird noch ein fraglicher Standort in einem Obstgarten bei Heidelberg genannt und bei Baden „Wiesen bei Leiberstung".

Ein ganz erratisches Vorkommen, welches offenbar durch Herabschwemmungen aus dem großen östlichen Areal stammt, finden wir noch in den Uferwäldern der Weichsel[2]) von Ostrometzko und Lunau in Westpreußen, wo inmitten der Föhrenwälder Hainbuchenbestände auftreten, dann im Gebüsch an den Talrändern bei Niedermühl in Westpreußen und Getau in Posen und in den Parowen, tiefen Schluchten, die durch Erosion im Ufergelände entstanden sind, in Westpreußen inmitten einer reichen Laubwaldflora.

Endlich kommt das Schneeglöckchen noch vor auf einem schmalen Landstreifen, der sich aus dem nordwest-französisch-belgischen Gebiet über Aachen bis ins Siebengebirge zieht. Dem ganzen übrigen Deutschland fehlt es vollständig.

Viel zusammenhängender ist der Teil des Areals, der sich vom Balkan her südlich der Alpen nach Westen erstreckt, und die Verbindung mit dem Apennin und dem westfranzösischen Verbreitungsbezirk herstellt. Das balkanisch-osteuropäische Areal erstreckt sich als ununterbrochene Fläche längs der ganzen Adriaküste über Serbien, Bosnien und Ungarn (mit Ausnahme der Steppe), westlich der Donau bis in das ehemalige österreichische Küstenland[3]) einschließlich Istrien. Infolge der Vernichtung der Wälder im Karst ist dem Schneeglöckchen hier natürlich vielfach die Möglichkeit des Fortkommens genommen, weshalb es besonders in den Dolinen und in Gebüschen zu finden ist. Namentlich im nördlichen Teil des Küstenlandes ist es häufig, wird gegen Süden zu seltener, kommt aber auch hier noch, z. B. in der Gegend „ai molin", nahe der Südspitze des Küstenlandes, und bei Carnizza, nächst Dignano, vor. Auf Lussin[4]) wurde es in einem sommergrünen Eschenwald zwischen den Gipfeln S. Nicolo und Teleorina des 588 m hohen Mt. Ossero beobachtet. Eine größere, üppigere Form, die aber sonst *G. nivalis* vollständig gleicht, kommt an Grabenrändern des Torrente aquaria bei Strugnano und auf Äckern und in Olivengärten bei Assignano vor. Sie wurde unter dem Namen *G. Imperati* Cyrillo beschrieben. Weiter kommt *Galanthus* in Ober- und Unterkrain[5]), besonders bei Förtschach und Laibach, ferner in Kärnten[6]) im Lesachtal, bei Millstatt im Lavanttal und in

---

[1]) Wirtgen, Fl. d. preuß. Rheinprovinzen, 1857; Garcke, Ill. Fl. v. Deutschland, 22. Aufl., 1922.

[2]) Garcke, l. c.; Ascherson u. Gräbner, Fl. d. nordostdeutschen Flachlandes, 1899; J. B. Scholz, Vegetationsverh. d. preuß. Weichselgeländes, Mitt. d. Kopern.-Ver., XI., Thorn 1896.

[3]) Pospichal, Fl. d. österr. Küstenlandes, 1897; Freyn, Fl. v. Südistrien (Verh. zool. Bot. Ges. Wien, XXVII., 1877; Krašan, Vergl. Übers. d. Vegetationsverh. d. Grafsch. Görz u. Gradisca, Österr. Bot. Zeitschr., XXX. (1880), S. 215.

[4]) Haračič, Sulla Veget. d. isola di Lussin, 1890/91.

[5]) Fleischmann, Übers. d. Fl. Krains, 1884.

[6]) Pacher u. Jabornegg, Fl. v. Krain, I., 1881.

Erlengebüsch bei Ebental, nächst Klagenfurt vor. In Steiermark[1]) erreicht das Areal seine Grenze gegen die Ostalpen. In ganz Südsteiermark ist *Galanthus* noch sehr verbreitet, so bei Cilli, Römerbad, Pettau, Friedau, Pristova bei Windisch-Feistritz, dem Wotschberg und Gora bei Gonobitz am Südfuß des Bachergebirges. An der unteren Mur ist er bei Spielfeld und Ehrenhausen und weiter bei Mureck, Leibnitz und Radkersburg verbreitet und geht von Ehrenhausen nach Süden bis zum Leiterberg, St. Margareten und St. Ruprecht. An der unteren Drau wird er aus Sauritsch, Friedau und Groß-Sonntag angegeben und soll auch bei Gams (am Fuße des Poßruck) gefunden worden sein. Um Graz und Voitsberg sowie dem ganzen nördlichen und westlichen Steiermark fehlt das Schneeglöckchen bereits. Von Kärnten und Küstenland geht das Areal von *Galanthus* längs dem Südfuß der Alpen über ganz Oberitalien, wo er in der Poebene schon im Januar blüht, und dringt hier auch längs der Alpentäler bis tief in die Alpen ein. So kommt er in Tirol überall auf den Alpenmatten der Trienter und Brixener Alpen vor und dringt bis ins Ahrntal an den Hauptkamm der Alpen ein, wo er fast alle Alpenwiesen bewohnt. Bei Verona wächst er massenhaft auf buschigen, felsigen Plätzen und steigt von hier bis auf die Hutweiden am Gipfel des Monte Baldo (2198 m), wo er erst im Juni blüht. Weiter zieht sich das Verbreitungsgebiet über die Westalpen, wo es den Anschluß an das Areal in der nordwestlichen Schweiz findet, bis an das südfranzösische Areal und die Pyrenäen [2]).

Diese etwas ausführlicher gehaltenen Angaben über das Vorkommen des Schneeglöckchens schienen mir unerläßlich, um die komplizierte Verteilung seines Areals in Mitteleuropa klarzustellen. Man sieht, daß es in Bezug auf seine Standorte nicht wählerisch ist. In der Höhenlage steigt es von den tiefsten Lagen (Poebene, Depression des Kaspischen Meeres) bis ins hochalpine Gebiet (Südtirol, Pyrenäen, Kaukasus). So gut wie im Humus der Laubwälder gedeiht es auf felsigen Plätzen (Verona), auf steinigem Untergrund (Rodaun bei Wien) und endlich im Schwemmsand der Auen (an der Erlauf und wohl auch sonst).

Die Keimung (Abb. 414) erfolgt unter normalen Bedingungen schon im Herbst des Jahres, in dem der Samen reif wurde, doch tritt erst im nächsten Frühjahre ein Blatt über die Erdoberfläche. Der keulenförmig verdickte Teil des Kotyledo bleibt im Endosperm des Samens; er geht in ein etwa 4—5 mm langes Stielchen aus, welches am Rande der Scheide inseriert ist. Diese ist rings geschlossen und geht in von außen kaum merklichem Übergang in die mehrere Zentimeter lange Keimwurzel über. Nebenwurzeln werden im ersten Jahre häufig nicht gebildet, jedenfalls aber nie mehr als zwei. Aus der kurzen Scheide tritt ein kurzes, etwa 0.3 mm breites Laubblatt, welches sich jedoch im Laufe der Vegetationsperiode verbreitert. Sein rings geschlossener, sehr kurzer Scheidenteil verdickt sich mit der Zeit und läßt so seine Eigenschaft als Speicherorgan deutlich erkennen. Hiedurch wird auch die Keimblattscheide bauchig aufgetrieben und setzt sich nun deutlich von der Wurzel ab. An der Basis des Laubblattes, eingeschlossen von einer Scheide, entwickelt sich der nächstjährige Trieb (Fig. 415).

Das Keimblatt und seine Scheide sind bis zum nächsten Frühjahr abgestorben und verschwunden (Fig. 416a), die Spreite des Laubblattes abgefallen, während seine Scheide eine winzige, etwa 2 mm breite und 4 mm lange Zwiebel bildet. An ihrer Basis entwickeln sich anfangs zwei ± horizontal gestellte Adventivwurzeln, denen erst später noch einige weitere folgen. Die Keimwurzel ist gleichfalls verschwunden. Aus der Zwiebel erhebt sich ein noch immer nur wenige Zentimeter langes Blatt, welches von einem etwa 10 mm langen, häutigen Scheidenblatt umschlossen wird. Nun übernimmt im weiteren Verlaufe der Erstarkung hauptsächlich

[1]) Aus dem Zettelkatalog d. Inst. f. syst. Bot. d. Univ. Graz.
[2]) Hausmann, Fl. v. Tirol, 1854.

das Scheidenblatt die Funktion als Speicherorgan, da es an der Basis viel stärker verdickt ist, als die Scheide des Laubblattes. Auch vom Scheidenblatt bleibt nur die verdickte Basis erhalten. Im 3. Jahre (Fig. 416 b) besteht die Zwiebel, von innen nach außen betrachtet, aus der Scheide des Laubblattes, die kaum verdickt ist, dann folgt die stark verdickte Basis der Scheide, dann der hautartige Rest des Laubblattes vom Vorjahr und endlich die dickfleischige Basis der diesjährigen Organe. Die älteren Organe sind durch das starke Heranwachsen der Zwiebel zerrissen worden und

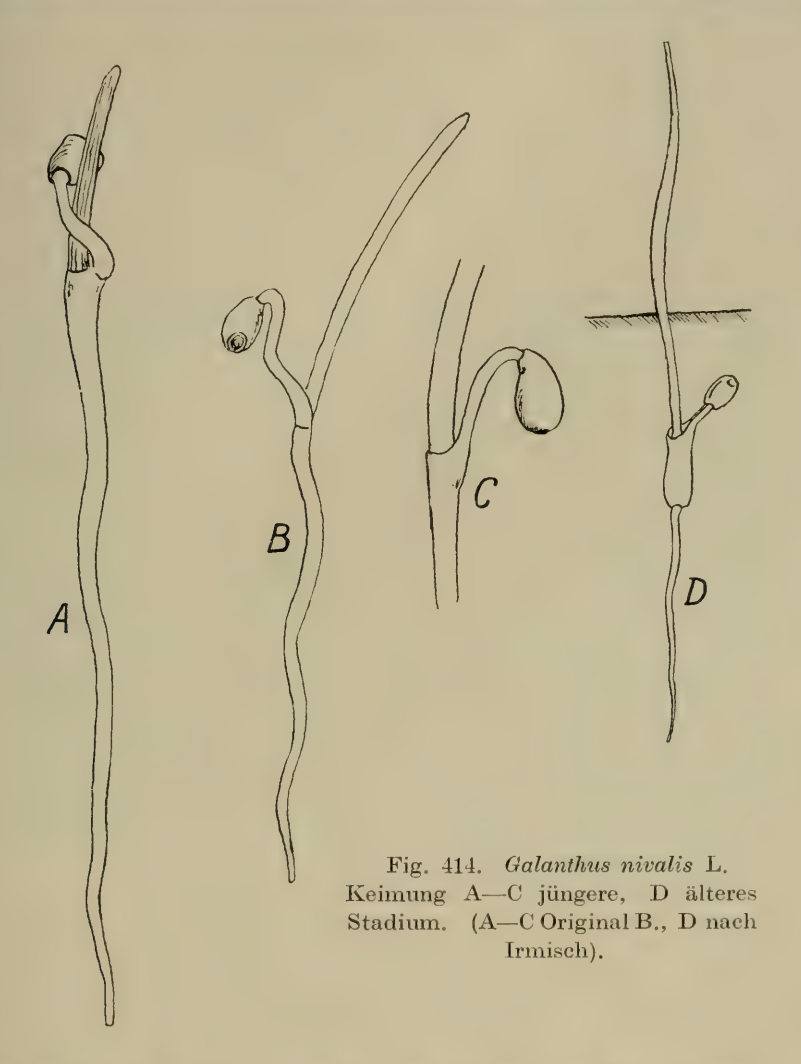


Fig. 414. *Galanthus nivalis* L. Keimung A—C jüngere, D älteres Stadium. (A—C Original B., D nach Irmisch).

ganz verschwunden. Erst an der 4jährigen Zwiebel (Fig. 416 c) finden wir außen braune Hautfetzen, die von älteren Jahrgängen herrühren, ebenso auch die Reste der vorjährigen Wurzeln. Da das Laubblatt nicht genau an der Scheidenmündung, sondern etwas höher abgestoßen wird, ist sein Rest stets deutlich an einem kurzen Fortsatz zu erkennen. Meist findet man übrigens nur den Scheidenteil des vorjährigen Laubblattes; der Rest des zweitvorjährigen ist gewöhnlich bereits so dünn geworden, daß er nicht mehr von der Basis der dazugehörigen Scheidenblätter loszulösen und zu unterscheiden ist. Die Grundachse ist in diesem Alter schon deutlich unten

abgeplattet; an ihr entspringen die Adventivwurzeln ringsum. Die ältesten Teile beginnen abzusterben und zu vermodern[1]).

Wie lange die junge Pflanze braucht, um die Blühfähigkeit zu erlangen, konnte ich nicht ermitteln. Jedenfalls sind die äußeren Faktoren wohl imstande, die Dauer des Erstarkungsprozesses wesentlich zu beeinflussen. Da ich jedoch bei an idealen Standorten (Erlaufauen bei Wieselburg) gewachsenen Pflanzen feststellte, daß im 4. Jahre die Zwiebel erst etwa 1 cm hoch und 7 mm dick ist, glaube ich wohl als Mindestalter der blühbaren Pflanze 6 Jahre annehmen zu können, was mit den Angaben Irmischs über *Leucojum aestivum* ziemlich übereinstimmt. Ältere, aber noch nicht blühfähige Zwiebeln, sowie solche, die schon geblüht hatten, aber durch ungünstige Verhältnisse zurückgesetzt sind, besitzen zwei (seltener drei) Laubblätter, die einander ge-

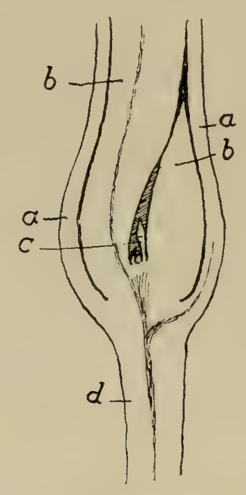


Fig. 415. *Galanthus nivalis* L. Längsschnitt durch die ersten drei Blätter des Keimlings (nach Irmisch, korrigiert). a Scheide des Keimblattes, b erstes Laubblatt, c erstes Blatt des folgenden Triebes, d Keimwurzel.

Fig. 416. *Galanthus nivalis* L. Erstarkungszustände. A im 2., B im 3., C im 4. Jahr. (Original B.)

[1]) Irmisch, 41, S. 1 ff.; v. Gottlieb-Tannenhain 32, S. 17.

nau in ½-Stellung gegenüberstehen und beide eine rings geschlossene Scheide besitzen.

Wurzel. Das Wurzelwerk der erwachsenen Zwiebel hat Draheim (17. S. 432) untersucht. Er fand bei *Galanthus* ein allseitig, im Verhältnis zu den nächst verwandten Gattungen gut ausgebildetes Wurzelsystem, welches sowohl Nähr-, als auch Zugwurzeln erkennen läßt. Die Nährwurzeln verlaufen fast horizontal, sind sehr dünn und vielfach geschlängelt (Fig. 417). Wurzelhaare sind nur wenige vorhanden. Durch die Schlängelung sind sie aber dennoch imstande, den Boden gut auszunützen, wobei ihnen Wurzelpilze zu Hilfe kommen, wie dies bei haarlosen Wurzeln meist der Fall ist. Diese Wurzelpilze gehören dem Sporangiolen-Typ an. Sie leben im Innern der Wurzelzellen und werden von diesen verdaut. Die Nährwurzeln zeichnen sich hier durch eine geringere Vergänglichkeit aus. Draheim fand neben Amylodextrin später eine Metakutis. Die Zugwurzeln sind nach unten gerichtet. Ihre Aufgabe ist es einesteils, die jungen Zwiebeln in die nötige Tiefe zu bringen, anderseits die durch das terminale Wachstum nach oben strebenden erwachsenen



Fig. 417. Nährwurzeln von *Galanthus nivalis* L. (nach Draheim).

Zwiebeln in der richtigen Tiefe zu erhalten. Da die älteren — also unteren — Partien der Grundachse absterben und verwesen, entsteht unter der Zwiebel immer wieder ein freier Raum, in den sie von den Zugwurzeln herabgezogen wird.

Anderseits kann sich eine Zwiebel, die zu tief in den Boden geraten ist, schon in einer Vegetationsperiode um ein bedeutendes Stück in die Höhe arbeiten[1]). Zu diesem Zweck erfolgt eine ganz außerordentliche Streckung der sonst kurzen, gestauchten Grundachse, gewöhnlich zwischen den Wurzeln und dem Scheidenblatt des neuen Sprosses, die nun ein Vielfaches der Zwiebellänge erreichen kann, so daß die neue Zwiebel nicht innerhalb, sondern weit oberhalb der alten zur Ausbildung gelangt (Fig. 418). Es kommt aber auch vor, daß erst die obere Zwiebel Wur-

---

[1]) Raunkiaer **154**, S. 231 ff.; v. Gottlieb-Tannenhain 32, S. 5; Voß 80.

zeln entwickelt. Ob die so entstandene neue Zwiebel gleich blühfähig ist, oder erst wieder eine neue Erstarkungsperiode braucht, war aus den Angaben nicht zu ermitteln.

Zwiebel. Der Bau der Zwiebel wurde namentlich von Irmisch[1]) studiert. v. Gottlieb-Tannenhain (32), der auch die orientalischen Formen untersuchte, konnte die Ausführungen Irmisch's nur bestätigen und ergänzen und ebenso stimmt die Beschreibung, die Raunkiaer (**154**) von ihr gibt, und meine eigenen Untersuchungen mit seinen Angaben überein.

An der blühenden Pflanze ist die Zwiebel außen von einer oder mehreren braunen, trockenhäutigen Hüllen eingeschlossen, die meist schon stark vermodert sind. Sie sind nur an der Nervatur etwas dicker und enthalten zahlreiche Raphiden-

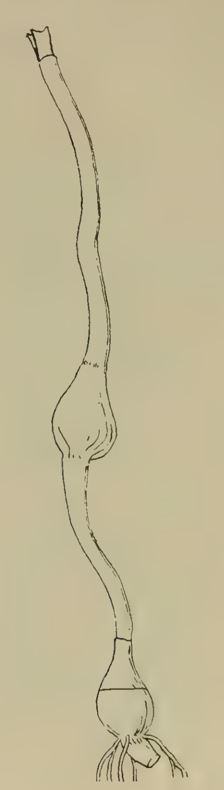


Fig. 418. *Galanthus nivalis* L. Zwiebel mit verlängertem Internodium (nach Raunkiaer).

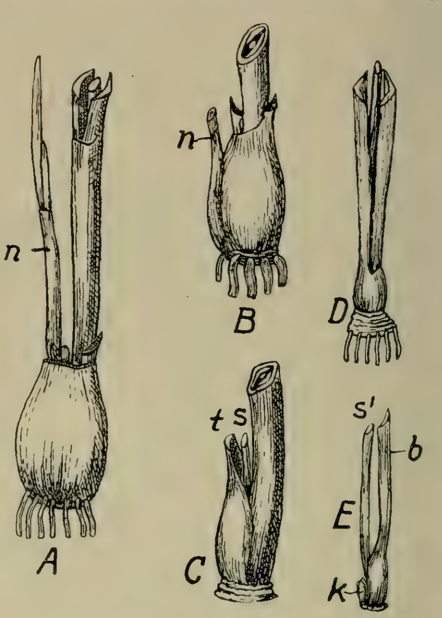


Fig. 419. *Galanthus nivalis* L. Bau einer erwachsenen Zwiebel. A Blühende Zwiebel; die abgestorbenen Teile entfernt. n Seitentrieb. B die äußerste Hülle entfernt. C der Neutrieb mit dem Rest des vorjährigen Schaftes und eines Tragblattes (s und t). D der Neutrieb nach Entfernung des Scheidenblattes. E das innere Laubblatt (b) mit dem Schaft (s') und der Terminalknospe (k). (Nach Irmisch.)

bündel. Es sind dies die Reste der zweitvorjährigen Blattscheiden. Nur ganz ausnahmsweise, in sehr trockenen, die Verwesung hindernden Böden, findet man auch noch die Reste früherer Vegetationsperioden. Nach innen zu folgt dann die Basis des vorjährigen Scheidenblattes (Fig. 419 a). Dieses ist noch frisch und fleischig, wird aber an der treibenden Pflanze bereits etwas locker, da schon ein Großteil der Reservestoffe ver-

[1]) Irmisch 87, S. 95 ff.

braucht ist. Es ist rings geschlossen und trägt am oberen Rande eine ringsum laufende Narbe. Dann folgt abermals eine rings geschlossene fleischige Scheide (Fig. 419 b), die jedoch auf einer Seite in eine kurze Spitze ausläuft und nur an dieser Spitze ein Trennungsgewebe, d. h. eine Narbe zeigt. Sie ist die Scheide des vorjährigen äußeren Blattes, während der Rest des zweiten (inneren) Laubblattes, der ebenfalls in eine Spitze ausläuft, die inneren Zwiebelteile nur halb umschließt (Fig. 419 c). Dieser Teil ist zur Blütezeit nach meinen Untersuchungen schon bis auf eine Haut ausgesogen, während Irmisch ihn noch als fleischig bezeichnet. Unter dieser nur halb umgreifenden Schuppe liegt bei Pflanzen, die schon im Vorjahre geblüht haben, der Rest des vorjährigen Blütenschaftes, der nur mehr die Form eines dünnen, weißen Bändchens hat. Nun erst folgen die diesjährigen Teile der Zwiebel. An ihrer Basis entspringt der Kranz der diesjährigen Wurzeln, die schon im August die älteren Zwiebelteile durchwachsen haben. Zunächst kommt nun das häutige Scheidenblatt, welches den ganzen diesjährigen Sproß umschließt. Seine unter den älteren Zwiebelteilen verborgene Basis ist schon zur Blütezeit verdickt. Es ist bis ans Ende eingeschlossen und oben meist horizontal abgestutzt. Mitunter ist es jedoch an der, schon durch ein stärkeres medianes Gefäßbündel gekennzeichneten, dorsalen Seite etwas höher, sodaß über seine Stellung kein Zweifel herrschen kann. Die Dorsalseite liegt dem vorjährigen äußeren Blatt an, also steht die Scheide dem vorjährigen inneren Laubblatt opponiert. Das darauffolgende äußere Laubblatt steht wieder zur Scheide in ½-Stellung. Es besitzt, wie schon aus den Resten des vorjährigen Sprosses hervorging, eine eingeschlossene fleischige Blattscheide (Fig. 419 d), die, oben horizontal abgestutzt, unvermittelt die Spreite trägt. Nun folgt, wieder alternierend, das 2. Laubblatt, dessen Basis um die Blütezeit nur etwas verbreitert und verdickt ist (Fig. 419 e). An dieses legt sich unmittelbar der Blütenstengel an, und zwischen diesem und dem ersten Laubblatt steht die Knospe des nächstjährigen Haupttriebes, an dem sich schon die einzelnen Organanlagen unterscheiden lassen. Ein rings geschlossener Wall umschließt die Knospe und ist sofort als die Anlage des Scheidenblattes zu erkennen. Häufig ist er ringsherum gleichmäßig hoch, mitunter ist jedoch seine Dorsalseite etwas höher, so daß man erkennen kann, daß das Scheidenblatt mit dem diesjährigen inneren Laubblatt alterniert. Aus dieser Anordnung ist zu ersehen, daß der Blütenschaft der Axillarsproß des inneren Laubblattes ist, und die Triebknospe terminal steht. Die Zwiebel ist also monopodial aufgebaut, wie schon Irmisch feststellte, und später von Čelakovsky[1]), v. Gottlieb-Tannenhain (32) und neuestens von Draheim (17) bestätigt wurde. Nur K. Schumann[2]) war der Ansicht, daß der Blütenschaft terminal, die Knospe aber in der Achsel der äußeren Laubblätter liege, und auch E. Rüter schließt sich ihm an, offenbar ohne die Sproßfolge selbst genau angesehen zu haben. Die bei dieser Auffassung verkehrte Lage der nächstjährigen Blätter will er durch den Druck des heranwachsenden Blütenschaftes erklären. Ganz abgesehen davon, daß Schumanns Auffassung schon von Čelakovsky hinreichend widerlegt wurde, beschreibt v. Gottlieb-Tannenhain einen abweichenden Zwiebelbau, den er nur zweimal beobachten konnte, der aber den monopodialen Aufbau zwingend beweist. Bei diesen Zwiebeln hatte auch das innere Laubblatt eine rings geschlossene Scheide, und diese umfing nicht nur den Blütenschaft, sondern auch die Triebknospe, die somit vom äußeren Blatt, welches nach Schumann doch ihr Tragblatt sein soll, vollständig isoliert wurde. Auch sonst findet man mitunter, von der Basis des inneren Laubblattes ausgehend, einen feinen Ringwulst, der, als Fortsetzung der Blattscheide, rings um Blütenstengel und Triebknospe verläuft.

[1]) Čelakovsky, Über einige dem phytostatischen Gesetze unterliegende Fälle von Verzweigung, Pringsh. Jahrb. 38., S. 352.

[2]) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß, 1890, S. 66 ff.

Blühende, aber auch jüngere Pflanzen bilden gewöhnlich auch Brutzwiebeln aus. Diese entstehen als Axillarsproß des Scheidenblattes. Zur Blütezeit ist die Knospe noch kaum erkennbar, höchstens 1 mm groß, obwohl der Vegetationspunkt schon mit dem eben erwachsenen Sproß zugleich angelegt wurde. Da die Scheidenblätter zweier aufeinander folgender Jahrgänge infolge der ungeraden Zahl der Blattorgane um 180° gegeneinander verschoben sind, liegen auch die Brutzwiebeln stets abwechselnd zu beiden Seiten der Hauptzwiebel und sind dabei im Alter um ein Jahr verschieden.

Der besseren Übersichtlichkeit halber möchte ich, anschließend an das Schema (Fig. 420), den Aufbau einer blühenden Zwiebel in einer tabellarischen Zusammenstellung wiederholen, wobei auf Brutzwiebeln nicht näher Rücksicht genommen wird. Von außen nach innen folgen aufeinander:

Jahrgang:		Basis	Insertion
1	eine bis drei braune, vermodernde Hüllen	—	—
2 wird eben ausgesogen	Basis des Scheidenblattes	rings geschlossen	links
	„ „ 1. Laubblattes	„ „	rechts
	„ „ 2. „	einseitig	links
	Rest des Blütenstieles	„	links
3 in Vegetation	1. Scheidenblatt	rings geschlossen	rechts
	1. Laubblatt	„ „	links
	2. „	einseitig	rechts
	Blütenschaft	„	rechts
4	Triebknospe		terminal
	(die Anlage ihres Scheidenblattes)	rings geschlossen	links.



Fig. 420. *Galanthus nivalis.* Schema der erwachsenen Zwiebel. (Original B.)

Der monopodiale, senkrechte Aufbau der *Galanthus*-Zwiebel, verbunden mit der abwechselnden Anlage der Brutzwiebeln an zwei Seiten der Mutterzwiebel ist die Ursache der ganz charakteristischen Wuchsform von *Galanthus*[1]). Die Mutterzwiebel kann bei dieser Art des Aufbaues ihren Standort nicht oder doch nur minimal verändern. Ebenso sind aber ihre Brutzwiebeln an ihren Standort gebunden und infolgedessen entstehen im Laufe der Jahre die charakteristischen kleinen Rasen, die aus einer Stammpflanze und ihren dicht gedrängten vegetativen Nachkommen bestehen (Fig. 421). Die Folge davon ist aber die außerordentlich geringe Wanderungsgeschwindigkeit, die, wie wir unten zeigen werden, durch die Samenverbreitung auch nicht wesentlich vergrößert wird.

Dieses dichte Zusammenleben alter und neuer Zwiebeln ist aber auch für die Ernährung der Pflanzen von großer Bedeutung. Bei der raschen Humifizierung der alten Organteile wird CO_2 gebildet, welches sich mit der Bodenfeuchtigkeit zu Kohlensäure verbindet und zur Aufschließung der mineralischen Nährstoffe des Bodens beiträgt, außerdem bilden die vermodernden Pflanzenteile eine reiche Menge organischer Nährstoffe für die Wurzelpilze, die also mittelbar den Pflanzen wieder zugute kommen, und endlich bieten sie auch den stickstoffbindenden Organismen ein günstiges Substrat.

[1]) „*Leucojum*-Typ" nach Diels 16.

in dem sie intensiv zu arbeiten vermögen. Ich glaube diesem Umstande es zuschreiben zu müssen, daß *Galanthus* auch im Flußsand sowie auf steinigem Untergrund zu gedeihen vermag, da er sich gewissermaßen seinen Humus selbst bereitet (vergl. auch Draheim 17).

Von diesem Sproßbau abweichende Exemplare sind sehr selten. Zwei abweichende Typen, die Zwiebel mit verlängerter Grundachse und die mit zwei geschlossenen Laubblattscheiden wurden schon besprochen. Es kommt weiters vor, daß an Stelle eines Scheidenblattes mehrere stehen, deren innerstes selten eine kurze Spreite entwickelt. Niemals findet man jedoch geschlossene Übergangsreihen vom Scheidenblatt zum Laubblatt, wie dies besonders bei *Leucojum aestivum* gewöhnlich vorkommt. Endlich findet man, wenn auch selten, daß zwischen dem Schaft und seinem Tragblatt, etwas seitlich verschoben, noch ein zweiter, schwächerer Blütenschaft steht, den man vielleicht als Beiknospe ansehen kann. v. Gottlieb-Tannenhain hat jedenfalls niemals ein eigenes Tragblatt für diesen Nebenschaft entdecken können.

Entwicklung der oberirdischen Sprosse. Die Lebenstätigkeit der ruhenden Zwiebel beginnt schon Ende August mit der Entwicklung eines neuen Wurzelkranzes am Grunde des neuen Sprosses. Die vorjährigen Zwiebelschuppen sind schon mit dem Ende der vorigen Vegetationsperiode, also etwa seit Mai, zu dünnen Häuten ausgesogen. Bis zum Oktober hat sich der nächstjährige Trieb auf etwa 7 mm entwickelt, und man kann sogar schon die Anlagen des übernächsten Triebes deutlich erkennen (vergl. 32).



Fig. 421. *Galanthus nivalis* L. Charakteristische Gruppe. (Originalaufnahme B.)

Ende November ist der Sproß im Boden weit aus der Zwiebel hervorgewachsen. Er wird aber noch von dem hohen, häutigen Scheidenblatt vollkommen eingeschlossen, welches nur etwas unterhalb der Spitze auf einer Seite eine kleine, runde Öffnung besitzt, aus der die abgerundete knorpelige Spitze des äußeren, etwas längeren Laubblattes hervorsieht. Zwischen den beiden Wurzelblättern eingeschlossen, liegt der noch sehr kurze Blütenschaft, der unter dem Druck des engen Raumes zweikielig abgeplattet wird. Wurzelblätter und Schaft haben schon in diesem Stadium blaßgrüne Farbe. Dicht unter der knorpeligen Spitze haben beide Laubblätter eine kleine Vertiefung. In der Vertiefung des äußeren Blattes liegt die Spitze des Inneren, so daß dieses vom äußeren Blatt geschützt wird. Beide Laubblätter sind auf der Innenseite rinnenförmig ausgebildet und stellen somit eine mehr oder minder abgeplattete Röhre dar, in der der Blütenschaft samt Knospe verborgen ist. Die Blütenknospe ist von einer Spatha eingeschlossen, die auf zwei Seiten durchscheinend, auf den beiden anderen kielartig verdickt ist. Diese Spatha ist durch Verwachsung zweier Vorblätter entstanden, die so stehen, daß die Kiele an den Berührungslinien der beiden Laubblätter liegen. Auch die Kiele besitzen knorpelige Spitzen, die nach innen, d. h. gegeneinander gekrümmt sind, wobei der eine, längere, wieder die Spitze des kürzeren deckt. Durch diesen dreifachen Schutz wird die Knospe vor dem Eindringen von Erdteilchen überaus wirkungsvoll geschützt. Zugleich mit dem Wachstum der basalen Teile der Laubblätter und des Blütenstengels streckt sich

auch die Scheide. Erst wenn in allmählichem Wachstum die Triebspitze bis an die Erdoberfläche oder doch nahe an diese gelangt ist, wird die Scheide von den Knorpelspitzen der Blätter durchbrochen, die nun ihrerseits vorzüglich geeignet sind, Hindernisse aus dem Wege zu räumen. Die Scheide übernimmt nunmehr ihre zweite Funktion, die Blätter und den Schaft zusammenzuhalten und vor dem Umsinken zu bewahren. Nur ausnahmsweise, bei sehr üppiger Entwicklung der Laubblätter, kann es dazu kommen, daß sie der Länge nach aufgerissen wird. Früher oder später streckt sich der Schaft so stark, daß er aus den Blättern hervortritt. Die Knospe liegt jedoch noch immer mit geknicktem Blütenstiel vollständig in die Spatha eingeschlossen (Fig. 422.) In diesem Zustand kann die Pflanze bei anhaltender Kälte wochenlang verharren. Durch die geknickte Lage des Blütenstieles in der Spatha wird eine Kraftäußerung durch Wachstum derselben unmöglich gemacht. Infolgedessen entfällt die Notwendigkeit einer besonderen mechanischen Ausbildung an den Perigonspitzen, die zart und flach bleiben. Die Befreiung aus der Spatha erfolgt daher nur durch seitlichen Druck, der von den dicklichen inneren Perigonblättern ausgeht. Eine Folge davon ist der charakteristische Dimorphismus der beiden Perigonkreise. Die Zerreißung erfolgt an der Stelle des geringsten Widerstandes, längs der Zellwände, oder aber auch mitten durch die Zellen, und zwar gewöhnlich ziemlich genau in der Mitte zwischen beiden Kielen, oft aber auch ganz unregelmäßig. Jedenfalls ist die Stelle, an der die Sprengung erfolgt, anatomisch nicht vorherbestimmt. Der Stiel streckt sich nun sofort gerade und die Blüte fällt aus der Spatha heraus, ist aber noch eine zeitlang schräg aufwärts gerichtet. Bald verlängert sich jedoch der stielrunde Blütenstiel so weit, daß sie, der Schwerkraft folgend, die bekannte hängende Stellung einnimmt[1]). Nach Lubbock (**122**) ist die Abwärtskrümmung des Stieles nicht rein geotropisch (Fig. 423).

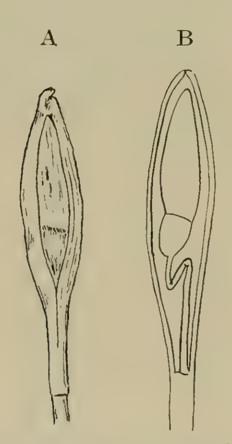


Fig. 422. *Galanthus nivalis* L. In der Spatha eingeschlossene Knospe. A Außenansicht (nach v. Gottlieb-Tannenhain). B Schema der Lage (nach Wettstein).



Fig. 423. *Galanthus nivalis*-Gruppe im Schnee. Man sieht deutlich, daß durch die Gruppe ein Loch aus der Schneedecke ausgeschmolzen wurde (Originalaufnahme B.).

[1]) **210**, S. 16; v. Gottlieb-Tannenhain 32, S. 10—12.

Die beiden Laubblätter von *Galanthus* unterscheiden sich voneinander lediglich durch die, schon früher besprochene, verschiedene Ausbildung ihrer Basis resp. Scheide. Sie sind lineal, stumpf, auf der Unterseite mit einem schwachen, meist doppelten Kiel versehen. Sie sind 4—10 mm breit und bis 10 cm lang, meist aber kürzer als der Schaft, seegrün mit bläulicher Bereifung. In der Knospenlage sind sie beim typischen *G. nivalis* (den mittel- und westeuropäischen Formen) flach, d. h. die Spreite geht in der Triebknospe aus der Scheide als lineale Zunge hervor (Fig. 424 a, b). Nur an schlesischen Exemplaren wurde von Stenzel[1]) eine Annäherung an die subsp. *plicatus* gefunden, bei der die Knospenlage „replicat" ist, d. h. die äußersten Ränder der Blätter nach außen zurückgeschlagen sind (Fig. 424 c, d).

Anatomischer Bau der Blätter. Die Epidermis der Blätter ist nur an einem 3—4 Zellreihen breiten Rand auf der Ober- wie Unterseite, sowie an der Schneide des Kieles unbereift und benetzbar[2]). Diese Teile sind, als mechanische Elemente, naturgemäß frei von Spaltöffnungen, die über die ganze übrige Blattfläche beider Seiten verteilt sind. Dabei scheint die Bereifung in einer Beziehung zur Spaltöffnungsdichte zu stehen, denn auf der viel schwächer bereiften Oberseite ist auch die Dichte der Spaltöffnungen, selbst auf dem am stärksten bereiften Mittelstreifen noch immer weit geringer als auf der stark bereiften Unterseite. An die Epidermis schließt sich beiderseits immer ein lockeres Chlorenchym, welches nicht in Palisaden- und Schwammparenchym differenziert ist, sondern aus 2—5

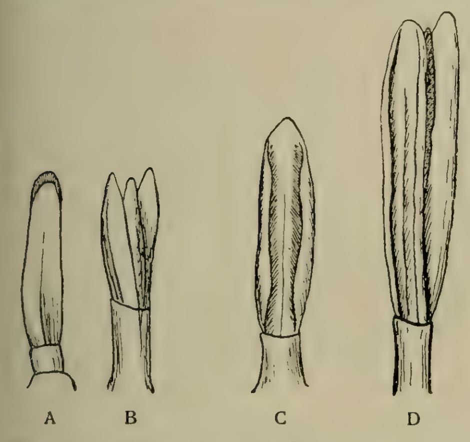


Fig. 424. *Galanthus nivalis* L. sens. strict. (A, B) und v. *plicatus* (C, D). Knospenlage der jungen Blattanlagen. A, B flache, C, D replikate K.-L. (vereinfacht nach v. Gottlieb-Tannenhain).

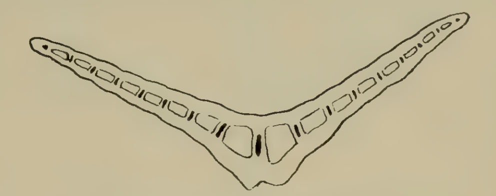


Fig. 425. Querschnitt durch ein Blatt von *Galanthus nivalis* L. sens. strict. Schematisiert (nach v. Gottlieb-Tannenhain.

Lagen rundlicher Zellen besteht. Das Innerste des Blattes (Fig. 425) ist von großen Lakunen durchzogen, die durch 13—21 parallele Gewebestreifen, in welchen die Gefäßbündel verlaufen, getrennt werden. Hierdurch erhalten die Blätter, obwohl ihnen mechanische Zellen fehlen und sie nur durch den Turgor gefestigt sind, eine recht bedeutende Knickfestigkeit. Die Gefäßbündel sind sehr einfach gebaut, im Querschnitt höher als breit. Meist zwischen der ersten und zweiten, ausnahmsweise auch in der dritten oder ersten Zellschichte des Chlorenchyms liegen Schläuche, die übrigens ähnlich in allen Organen der Pflanze vorhanden sind (Fig. 426). Diese sind mit einem raphidenreichen Schleim gefüllt, der bei Ver-

[1]) v. Gottlieb-Tannenhain (l. c.) führt diese Angabe Stenzels wiederholt an, ohne anzugeben, wo sie publiziert ist, es scheint sich somit um eine briefliche Mitteilung Stenzels an ihn zu handeln.

[2]) v. Gottlieb-Tannenhain l. c. S. 6 ff.

letzung des Schlauches sofort hervorgepreßt wird und sich in Gestalt weißlicher Tröpfchen ansammelt[1]). Mitunter, besonders nach der Blüte, feuchtet sich die Wunde jedoch nur an. Nach Stahl (**178**, S. 640) ist dieser „Raphiden-Apparat" ein überaus wirksamer Schutz gegen Tierfraß, namentlich gegen Schneckenfraß. Stahl konnte niemals ein angefressenes *Galanthus*-Blatt finden. Tammes (75) fand in den Blättern und den übrigen oberirdischen Teilen von *G. nivalis*, sowie den Formen *G. imperati*, *cilicicus*, *latifolius* und *Scharlokii*, ein Chromogen vor, welches sich unter dem Einfluß des Luftsauerstoffes bei Temperaturen von 20° bis 100° C durch Oxydation in einen lasurblauen Farbstoff verwandelt. Je höher die Temperatur ist, um so schneller erfolgt die Farbstoffbildung; bei längerem Erhitzen zersetzt sich dieser jedoch wieder unter Entfärbung. Das Chromogen fehlt bei *G. Elwesii* und *graecus* und konnte auch bei einigen anderen darauf untersuchten Amaryllidaceen nicht nachgewiesen werden.

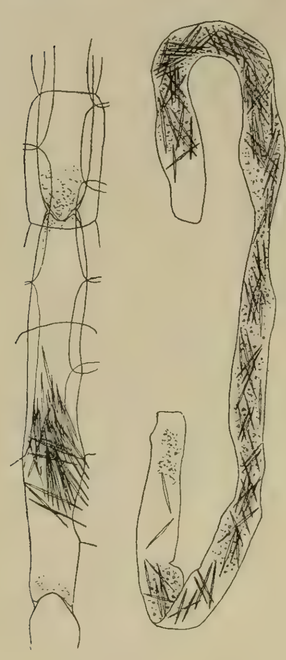


Fig. 426.
Galanthus nivalis L.
Raphidenschläuche.
A aus der Zwiebel durch Mazeration mit Wasser isoliert. Die Zellwand ist sehr dünn geworden.
B Schnitt aus der Zwiebelschuppe; Schlauchgefäß mit in Auflösung begriffenen Querwänden.
(Nach Hanstein.)

Entwicklung und Morphologie der Blüten. Das Schneeglöckchen blüht im ersten Vorfrühling, oft noch bevor der Schnee geschmolzen ist. In diesem Falle wird der Schnee in unmittelbarer Umgebung der Pflanze durch deren Atmungswärme abgetaut (Fig. 423). Das Beisammenbleiben der jungen Brutzwiebeln und der Mutterzwiebel in Form kleiner Rasen macht es möglich, daß ziemlich umfangreiche Schmelzlöcher gebildet werden, eine Wirkung dieser Wuchsform, die meines Wissens noch nie beachtet worden ist. Infolge der frühen Blütezeit sind die Geschlechtsorgane der Pflanze besonders gegen Nässe und Kälte schutzbedürftig. Die hängende Lage der Blüten und das glockenförmige Zusammenschließen ihrer inneren Perigonblätter bewirkt schon einen weitgehenden Schutz. Überdies schließt sich die Blüte gegen Abend und bei schlechtem Wetter, um sich vormittags wieder zu öffnen, entsprechend dem Sinken oder Steigen der Temperatur. Die Fähigkeit zur Bewegung beim Öffnen und Schließen besitzen nur die äußeren Blütenhüllblätter, und zwar beruht sie, wie Pfeffer[2]) nachwies, auf einer Wachstumsbewegung der Blattbasis; sie erfolgt dadurch, daß bei Wärme die Innenseite im Wachstum gefördert, die Außenseite gehemmt wird, während umgekehrt Kälte — bis hart ans Temperaturminimum — das Wachstum der Außenseite fördert und das der Innen-

[1]) Hanstein 32, Johow, Untersuchungen über die Zellkerne in d. Sekretbehältern d. höheren Monocotylen. Diss., Bonn 1880; Fuchs, Untersuchungen über den Bau d. Raphiden-Zelle, Österr. bot. Zeit., 48 (1898), S. 324; Molisch, Studien über d. Milchsaft u. Schleimsaft d. Pflanzen, 1901, S. 83 ff.

[2]) Pfeffer **163**, untersuchte genauer nur *Crocus, Colchicum, Tulipa* usw., *Galanthus* wird dabei nur genannt.

seite hemmt[1]). Eine bestimmte Temperatur für Öffnen und Schließen läßt sich nicht genau feststellen. Die Reaktion erfolgt vielmehr auf Temperaturschwankungen, und zwar ziemlich unabhängig von der Tageszeit, also auch bei Nacht. Allerdings beobachtete Pfeffer, daß die Reaktion schwächer ausfällt, wenn sie unmittelbar nach erfolgtem Schließen eintritt. Eine Temperaturerhöhung um 10° C bringt am Abend die geschlossenen Perigonzipfel zwar zum Auseinanderweichen, doch nicht halb so weit, wie selbst bei Lichtabschluß am nächsten Morgen. Ob das Licht einen wesentlichen Einfluß ausübt, ist nicht bekannt. Anscheinend wirken jedoch nur die Wärmestrahlen, da einesteils durch Erwärmung auch unter vollständigem Lichtabschluß das Öffnen rasch und ohne weiteres erfolgt, während anderseits bei Kälte auch die stärkste Insolation kein Aufblühen hervorrufen kann (vergl. 32). Das mag allerdings mit der weißen Farbe der äußeren Perigonblätter zusammenhängen, die der Erwärmung durch Lichtstrahlen stark entgegenwirkt. Da die einzelne Blüte sehr lange frisch bleibt, bewirkt das wiederholte Öffnen und Schließen eine merkliche Längenzunahme der äußeren Perigonabschnitte. Das erste Aufblühen erfolgt sehr rasch, da die äußeren Blumenkronblätter an den Rändern fest zusammenhängen, sodaß eine gewisse Spannung nötig ist, um sie voneinander zu trennen. Diese Spannung kommt teils durch stärkeres Wachstum an der Ober-

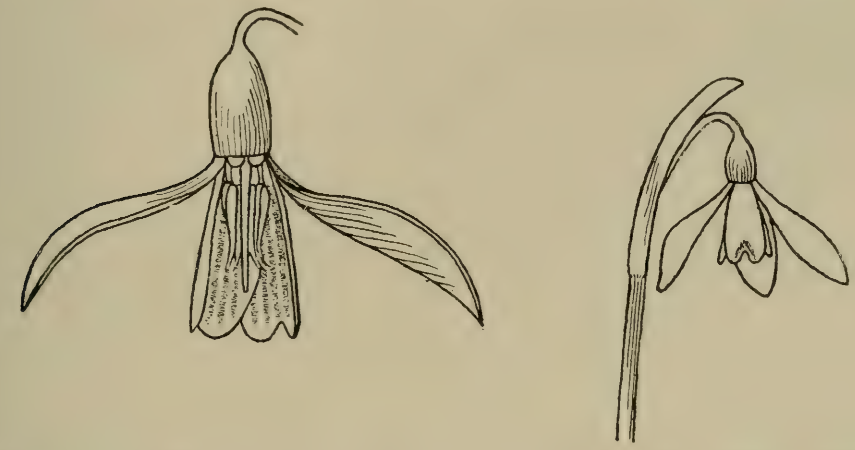


Fig. 427. *Galanthus nivalis* L. Blüte. a durch Entfernen der vorderen Organe ist das Blüteninnere freigelegt (Vergr. 2; 1). b ganze Blüte (nat. Gr.) (Original K.)

seite der äußeren Blumenkronblätter zustande, teils durch den Druck der inneren gegen die äußeren Abschnitte. Hat die Spannung den nötigen Grad erreicht, so weichen die äußeren Blätter plötzlich etwas auseinander, worauf sich die Blüte in kurzer Zeit völlig öffnet.

Die weiße, an den inneren Kronblättern — selten auch an den äußeren — grün gezeichnete Blüte (Fig. 427) ist homogam; sie besitzt einen schwach süßlichen Duft. Die drei äußeren Kronblätter sind länglich-spatelförmig, milchweiß, und werden bis 25 mm, bei der Rasse *Imperati* Bert. über 30 mm lang, und breiten sich

[1]) Nicht umgekehrt, wie Raunkiaer irrtümlich zitiert. Wachstum der Außenseite kann ja notwendig nur eine Schließbewegung zur Folge haben. v. Gottlieb-Tannenhain 32, S. 12, korrigiert Raunkiaers Irrtum, da er jedoch die Originalarbeit Pfeffers nicht eingesehen hat, verfällt er auf einen zweiten Fehler, indem er nur Wachstumsförderung resp. Hemmung der Innenseite als Ursache der Bewegung angibt.

auf dem grünen Fruchtknoten weit auseinander. Die drei inneren (Fig. 428) sind verkehrt herzförmig, ausgerandet, nur etwa halb so lang wie die äußeren, und richten sich starr nach abwärts. Auf der Außenseite haben sie nach der Spitze zu einen halbmondförmigen, gelbgrünen Fleck, auf der Innenseite 7—9 Längsfurchen, die durch grüne Rippen getrennt sind. Bisweilen sind alle 6 Blütenhüllblätter mit grünen Streifen versehen, selten sind die inneren auf der Außenseite ganz grün, nur mit einem weißen Rand (*G. viridans* Beck). Unter den 9 Rillen der Innenseite verläuft je ein Gefäßbündel, deren mittleres gerade und unverzweigt aus der Fruchtknotenwand aufsteigt, während die 4 seitlichen aus je einem gemeinsamen Bündel entspringen, welches sich kurz unter der Blattinsertion in 2 Äste teilt, deren äußerer sich erst knapp ober der Blattbasis zwei weitere Male gabelt, sodaß aus ihm 3 Äste hervorgehen. Jedes der Bündel besteht nur aus einem Kambiformstrang mit wenigen Spiralgefäßen. Das Mesophyll der inneren Perigonblätter besteht aus großen, gestreckten, dünnwandigen Zellen; nur in der Nähe der Blattspitzen sind die Zellen der äußeren subepidermalen Schichte annähernd isodiametrisch. Das Gewebe unter den Riefen hat fast das Aussehen eines Schwammparenchyms. Die in der Flächenansicht isodiametrisch 6eckigen Epidermiszellen sind vom oberen Blatteil auf der Innenseite schwach nach außen gewölbt, auf der Rückenseite zu stumpf kegelförmigen Papillen ausgezogen. Gegen die Blattbasis verflachen sie und werden länglich. Ihre Außenwand ist verdickt und mit einer gerieften Kutikula überzogen. Nur im äußersten Viertel der Innenseite in den 9 mittleren Furchen und den dazwischen liegenden Riefen fand Stadler (**176**, S. 34—38) bis zu ca. 100 Spaltöffnungen. An den grün gezeichneten Stellen enthalten die beiden äußeren Zellschichten des Mesenchyms Chlorophyllkörner. Nirgends findet sich ein Gewebe mit metaplasmatischem Inhalt. Auch konnte Stadler keine Nektarsekretion beobachten.

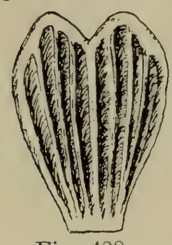


Fig. 428. *Galanthus nivalis* L. Inneres Blumenkronblatt von innen (Vergr. ca. 3:1). (Original B.)

Biologie der Blüten. Über die Stelle der Nektarproduktion gehen die Schilderungen weit auseinander. Als feststehend kann gelten, daß die Menge des erzeugten Nektars im Allgemeinen an sich gering ist, ferner, daß die grünen Flecken als Saftmale, die Innenseiten der inneren Perigonblätter, nach H. Müller (**176**) nur deren Furchen, als Safthalter fungieren. In diesen weißen Rillen findet man im unteren Teil, besonders an jungen Blüten, kleine Nektartröpfchen. Sprengel (**174**, S. 178) und Mac Leod (**133**, S. 314) sprechen die grünen Teile als Nektarien an. Delpino, der ursprünglich an Pflanzen von Vallombrosa keine Nektarausscheidung in den Blüten finden konnte, gab später (vergl. 14) an, daß die herzförmigen grünen Flecke an der Außenseite der inneren Perigonblätter und die 6—7 grünen Streifen auf der Innenseite Nektar sezernieren, d. h. er fand dort Zuckerkristalle; ebenso sezerniert nach seiner Angabe das Grübchen, in welchem der Griffel inseriert ist, geringe Nektarmengen. Von Hermann Müller (**176**), Kerner (**95**, S. 118) und Knuth[1]) wird Sekretion aus den Furchen der inneren Blumenkronblätter beschrieben. Irmisch (41, S. 3) und F. Ludwig (51 a) konnten hingegen an diesen Stellen nie eine Nektarausscheidung finden. v. Gottlieb-Tannenhain (32, S. 14) fand die Furchen ebenfalls meistens trocken, nur in wenigen Blüten fand er sie in ihren unteren Teilen „mit einer dicklichen Flüssigkeit erfüllt, die einen süßlichen Geschmack zur Not erkennen ließ". Stadler (vergl. **176**), der feststellte, daß die inneren Perigonblätter auch in den Rillen durchaus normale Epidermis besitzen und ihnen ein typisches

[1]) **102**, II., S. 474, und Beitr. z. Biologie d. Blumen, IV. Bot. Centralbl., 74 (1898), S. 161ff.

Nektariumgewebe gänzlich fehlt, kam daher zu dem Schluß, daß der Nektar den als Safthalter dienenden Rillen erst zugeführt werden müsse, und vermutet das eigentliche Nektarium in dem die Basis der Staubblätter und des Griffels umwallenden Diskus, obwohl dieser von Sprengel (174) nicht als solches angesprochen wird. Ich selbst fand an Steirischen Exemplaren fast stets eine ziemlich starke Nektarsekretion, durch die nicht allein die Rillen der inneren Perigonblätter, sondern auch zufällige Fältchen am Rande derselben, die keinesfalls für Nektarien gehalten werden konnten, reichlich mit einem stark süß schmeckenden Nektar erfüllt wurden. Sprengels Ansicht wird durch die sorgfältigen Untersuchungen von Schniewind-Thies (71, S. 22) bestätigt, der beweist, daß nur der Diskus Nektar produziert. Dieser umwallt die Basis des Griffels und der Staubblätter derart, daß sie in kleinen, trichterförmigen Vertiefungen stehen, und ist nach außen an die inneren Perigonblätter angewachsen. Meines Erachtens ist eben diese Verwachsung dazu dienlich und vorzüglich geeignet, den produzierten Nektar in die Rillen der inneren Perigonblätter zu leiten. Die Epidermiszellen des Diskus sind quadratisch oder tafelförmig mit etwas vorgewölbter, stark verdickter Außenwand und von einer kräftigen, gestreiften Kutikula überzogen. Ihre Seiten- und Innenwände können zart und dünn oder stark kollenchymatisch, mit großen Tüpfeln gegen die Nachbarzellen sein. Beide Formen können in einem und demselben Diskus vorkommen, aber auch jede für sich allein. Das oft 6 Reihen dicke, subepidermale Gewebe stimmt im Bau mit den Epidermiszellen überein und setzt sich deutlich von den größeren, tiefer gelegenen Zellschichten ab. Zu Beginn der Sekretion tritt Nektar in dem kleinen Winkel zwischen je 2 Epidermiszellen hervor; bei fortschreitender Nektarproduktion hebt das ausgeschiedene Sekret die Kutikula auf weite Strecken hin ab, ohne daß sie jemals gesprengt würde (Fig. 429). Dadurch wird es begreiflich, daß so häufig überhaupt das Vorhandensein eines Nektars angezweifelt wurde, da, um ihn freizulegen und den Safthaltern zuzuführen, erst besuchende Insekten die Kutikula aufreißen müssen. In den Diskuszellen und im Sekret stellte gegen Schluß der Blütezeit schon Stadler das Vorhandensein von Glykose fest. Am Ende der Blütezeit beginnt der Diskus zu schrumpfen und fällt dann bald ab (B.).

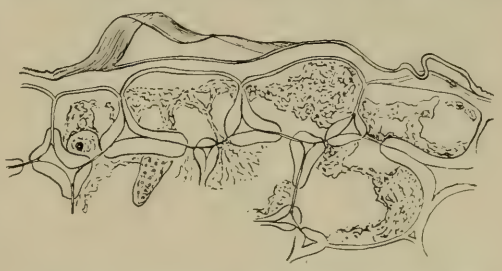


Fig. 429. Schnitt durch den Diskus (Nektarium) der Blüte. Die Kutikula ist teilweise abgehoben, ohne zu reißen. (Nach Schniewind-Thieß.)

Die etwa 5 mm langen, goldgelben Staubbeutel stehen auf sehr kurzen, weißen Filamenten und tragen an der Spitze eine starre, borstenförmige Verlängerung, die nach außen gerichtet ist. Sie schließen sich um den Griffel, der nur wenig über sie hervorragt, zu einem Streukegel zusammen. Nach Trolls Untersuchungen (76) besteht die Antherenwand aus zwei Zellschichten. Die äußere ist eine papillöse Epidermis, die innere hingegen eine Faserschichte, deren tangential gestreckte Zellen nur einen geringen radialen Durchmesser haben. Sie sind an der Innenwand von netzförmigen Verdickungen durchzogen, welche auch auf die Radialwände übergreifen, während die Außenwände unverdickt sind. Am stärksten ist die Faserschichte an der Spitze ausgebildet. Sie wird von Troll mit dem Öffnungsmechanismus der Staubbeutel in Zusammenhang gebracht. Die Antheren öffnen sich nach Troll (a. a. O.) zwar ihrer ganzen Länge nach, aber nur an ihrer Spitze treten die Ränder des Risses auseinander und lassen durch die auf diese Weise entstandenen Löcher den Pollen ausfallen. Ein Schrumpfungs-

mechanismus fehlt den Staubbeuteln. Sie verkürzen sich nach dem Aufspringen gar nicht, was besonders durch den Mangel kontraktiler Elemente im starren Konnektiv bedingt ist. Der Pollen ist dunkelgoldgelb gefärbt, durchschnittlich 37 μ lang und 25 μ breit, brot- bis fast bohnenförmig mit einer Furche und läßt keine Keimporen erkennen. Seine Exine ist feinkörnig-runzelig. Seine Oberfläche ist, besonders an der konvexen Seite, von zahlreichen öligen Tröpfchen behaftet, die jedoch eine so geringe Viskosität besitzen, daß sie kein Zusammenballen der Pollenkörner herbeiführen. Das Streubild, welches man erhält, wenn man einen mit Blütenstaub behafteten Pinsel über einem Objektträger durch Klopfen abstäubt, sieht genau so aus wie jenes eines Windblüters; jedes Pollenkorn liegt allein. Infolgedessen kann es auch leicht aus der an der Spitze geöffneten Anthere rieseln, wenn diese durch Berührung des starr vorgezogenen, etwas nach außen gewendeten Konnektivspitzchens erschüttert wird. In Anpassung an die frühe Blütezeit ist er sehr widerstandsfähig gegen Kälte. In den pfriemenförmigen, stumpf 3kantigen Griffel treten aus den Plazenten drei Gefäßbündel ein, die in den Kanten verlaufen. Der Griffel trägt nur an der äußersten Spitze einige einfache, kurze, von einer Schleimlage überdeckte Narbenpapillen mit ziemlich dicken Wänden (Fig. 430 b). Das Innere des Griffels nimmt ein im Querschnitt unregelmäßig 3lappiger Griffelkanal ein, der sich gegen die Basis des Griffels allmählich erweitert, vor seinem Übergang in den Fruchtknoten jedoch plötzlich wieder verengt. Die

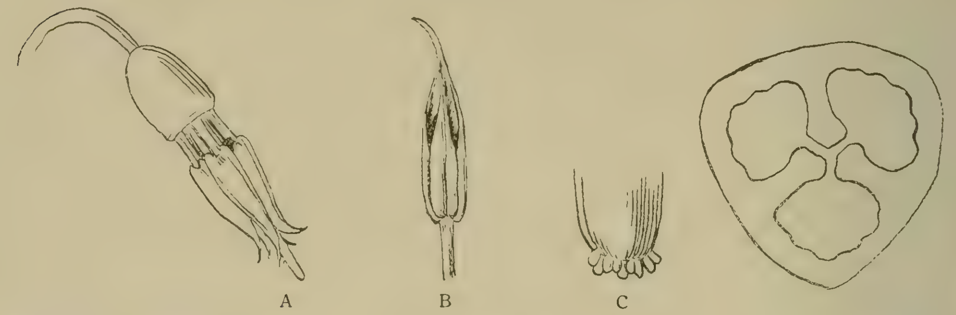


Fig. 430. *Galanthus nivalis* L. A Streukegel der Staubgefäße (die Lage wäre richtiger senkrecht hängend). B einzelnes Staubgefäß von innen. C Griffelende mit den Narbenpapillen. (A u. C nach Raunkiaer, B Orig. B.)

Fig. 431. *Galanthus nivalis* L. Schematischer Querschnitt durch den Fruchtknoten. (Orig. B.)

Wände des Griffelkanals werden von stark lichtbrechenden Epidermiszellen gebildet, deren Kutikula sich infolge einer Verschleimung der Kutikularschichten auflöst. Der oberste Teil der Fruchtknotenwand besitzt einen inneren Gefäßbündelkreis von 6 Bündeln, welche sich am Rande der Fruchtknotendecke spalten, je an die Nachbarbündel anlegen und mit diesen sich an die Gefäßbündel des Griffels anschließen. Der unterständige Fruchtknoten ist tonnenförmig, undeutlich 3kantig. Die Ränder der Fruchtblätter vereinigen sich im Fruchtknoten zu zweit und bilden zweirippige Plazenten, die sich bis in die Mitte des Fruchtknotens gegeneinander neigen, ohne zu verwachsen und an der Spitze des Fruchtknotens einen schmalen, 3strahligen Kanal zwischen sich freilassen, der von einem strukturlosen Schleim erfüllt ist (Fig. 431). Am Rande trägt jedes Fruchtblatt etwa 12 sitzende, anatrope Samenknospen, die von zwei Integumenten umhüllt werden und am Chalazaende eine hornförmige Caruncula tragen. Sie liegen in jedem Fach ungefähr parallel der Medianebene des Faches und weichen von der Horizontalen um einen Winkel von fast 45° ab. Die Mikropyle liegt knapp an der Plazenta auf der von der Fachmediane

entfernten Seite der Samenanlage. Die beiden Reihen füllen jedes Fach vollständig aus, da sie mit ihren Raphen und Hörnern eng aneinander stoßen.

Die Blüten werden reichlich von Honigbienen besucht, die sowohl Nektar saugen als Pollen sammeln. Sie fliegen zunächst an eines der äußeren Blütenhüllblätter an und wenden sich sogleich zum Blüteneingang. Dabei stoßen sie an die vorspringenden Spitzen der Antheren an, wodurch diese erschüttert werden und der mehlige, stäubende Pollen auf die Insekten gestreut wird. Da der Griffel die Staubbeutel überragt, berühren die Bienen die Narbe eher als die Antheren und veranlassen, wenn sie schon vorher mit Pollen behaftet waren, Fremdbestäubung. Beim Pollensammeln steckt die Biene Kopf, Vorder- und Mittelbeine in die Blüte und klammert sich nur mit den Hinterbeinen an der Außenseite eines der inneren Blütenhüllblätter fest. So hängend bürstet sie mit den Fersenbürsten den Pollen in die Sammelkörbchen der Hinterschienen. Beim Saugen hält sie sich in der Regel mit allen Beinen außen an den Blütenblättern fest. Delpino bezeichnet daher die Blüten als einen Ergreifungsapparat vom *Borago*-Typus. Bei der geschlossenen Blüte fällt häufig Blütenstaub auf die Spitzen der konkaven äußeren Perigonblätter. Dennoch kann dadurch keine Autogamie eintreten, da der Griffel niemals über dem steifen Zylinder, den die inneren Perigonblätter bilden, vorragt, sodaß auch beim Schließen der Blüte die Innenseite der äußeren Perigonabschnitte nicht mit der Narbe in Berührung kommen kann. Autogamie könnte daher höchstens dadurch eintreten, daß etwas vom ausfallenden Pollen auf die Narbe gerät, die ja in der hängenden Blüte unter die Antherenöffnungen zu liegen kommt. Die Narbenpapillen stehen jedoch kaum vor der Griffeldicke vor und daher dürfte auch diese Art der Autogamie nur selten eintreten. Jedenfalls ergibt, wie v. Gottlieb-Tannenhain (32) erprobte, künstliche Autogamie eine normale Anzahl anscheinend von gesunden Samenkörnern, deren Keimkraft allerdings nicht erprobt wurde[1]).

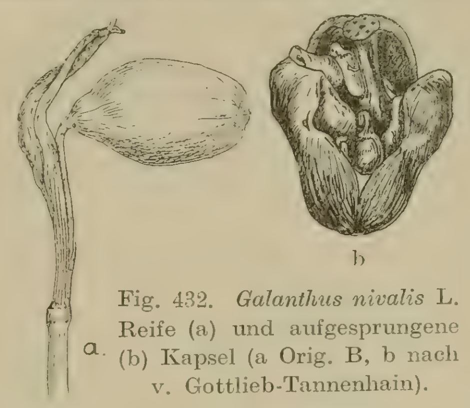


Fig. 432. *Galanthus nivalis* L. Reife (a) und aufgesprungene (b) Kapsel (a Orig. B, b nach v. Gottlieb-Tannenhain).

Postflorationserscheinungen. Spätestens wenige Wochen nach dem Aufblühen verwelken zuerst die äußeren, dann auch die festen inneren Perigonblätter, die Staubgefäße und der Griffel. In dem unter dem Diskus gelegenen, von rundlichen Zellen gebildeten Parenchym entstehen horizontale Teilungswände und es entwickelt sich ein mehrschichtiges, aus polygonalen toten Zellen bestehendes, braunes Vernarbungsgewebe. Die dürre Blumenkrone bleibt noch einige Zeit am Fruchtknoten sitzen und fällt endlich ganz ab. Der Blütenstiel streckt sich gerade, so daß er mit dem Schaft eine Gerade bildet, verlängert sich jedoch nicht. Unmittelbar unter der reifenden Kapsel biegt er sich mit einem scharfen Knick ab, so daß die Frucht bei aufrechtem Schaft oft sogar steil abwärts gerichtet steht.

Frucht und Samen. Die Laubblätter wachsen nach dem Verblühen meist noch in die Länge und Breite. Dadurch wird das Scheidenblatt zerrissen und verwest; die Blätter und der Schaft verlieren infolgedessen ihre Stütze, werden schlaff und legen sich, wie auch der von der anschwellenden Kapsel belastete Schaft zu Boden. Am längsten bleibt noch der Schaft am Leben und ernährt die Frucht, bis endlich auch er verfällt und — etwa Ende Juni — nur mehr die gelblich-grüne, fleischige Kapsel (Fig. 432) zu finden ist. Diese ist mehr oder minder länglich-walzen-

[1]) **174, 56, 32, 73, 142, 95, 133, 176, 102, 45, 208, 154, 70,** Kirchner Manuskript, Kerner Manuskript, B.

förmig, vom Stiel deutlich abgesetzt und an seiner Einfügungsstelle gleichsam genabelt. An ihrem Gipfel trägt sie eine kreisrunde, von der abgefallenen Blumenkrone herrührende Narbe und im Zentrum dieser die punktförmige Griffelnarbe. Zur Reife gelangen nur 1—15 Samenanlagen, die, auf alle drei Fächer ziemlich gleichmäßig verteilt, zwischen die verkümmerten, vertrockneten Samenanlagen eingelagert sind. Auch bei reicher Bestäubung der Narbe mit Pollen werden nicht mehr Samen entwickelt. Sehr häufig erscheint die Kapsel jedoch infolge einseitiger Ausbildung der Samen verkrüppelt. Die Kapsel öffnet sich namentlich unter der Einwirkung von Nässe, indem jedes Fruchtblatt in der Mitte ziemlich unregelmäßig von oben nach unten zerreißt. Bei großer Trockenheit verschrumpft die Fruchtwand, ohne sich zu öffnen, und entläßt die Samen erst, wenn sie verwest.

Die Samen (Fig. 433) sind von einer dünnen, weißlichen, seltener bräunlich überlaufenen Testa überzogen, die diese Farbe auch bei längerer, trockner Aufbewahrung beibehält. Er besteht in der Hauptmasse aus einem dickwandigen, sehr festen Endosperm, dessen plasmareiche Zellen Stärke führen und durch riesige Tüpfel miteinander verbunden sind. Der zarte, eilängliche, etwa 0.66 mm lange Keimling liegt, mit dem Wurzelende der Mikropyle zugewendet, in deren Nähe im Endosperm eingebettet. Die äußerst zarte, weiße Karunkula bildet ein schlankes, gegen die Raphe zurückgekrümmtes Horn von sehr variabler Gestalt. Ihre Zellen enthalten, wie die der Raphe, fettartige Substanzen. Sie wird von Ameisen mit Leidenschaft gefressen, die den großen Samen leicht an ihr festhalten und mühelos fortschleppen können. Wir können *Galanthus* demnach als myrmekophil bezeichnen [1]).

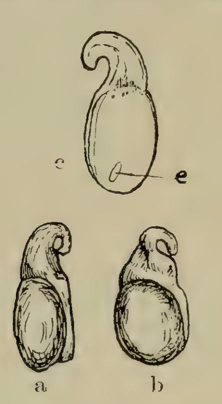


Fig. 433. *Galanthus nivalis* L. Samen. a, b verschiedene Formen (nach v. Gottlieb-Tannenhain), c Längsschnitt mit Embryo (e) (nach Irmisch).



Fig. 434. *Galanthus Scharlokii* (nach v. Gottlieb-Tannenhain).

Bildungsabweichungen. Namentlich in Bezug auf die Blütengestalt, aber auch auf die Spatha, wurden mannigfache Abweichungen, namentlich von Stenzel[2]) beschrieben. Die wichtigste Umbildung der Spatha ist die schon eingangs geschilderte vollständige Trennung ihrer beiden Blätter bei der als *Galanthus Scharlokii* (Fig. 434) beschriebenen Form. Weiters kommt aber auch Einkieligkeit und Mehrkieligkeit, letztere namentlich bei Exemplaren, die auch in den Zahlenverhältnissen der Blütenteile vom Normalfall abweichen, mitunter vor. Die häufigsten abnormen

[1]) Ludwig **128**, S. 376; Kerner **96**, II., S. 620; v. Gottlieb-Tannenhain 32, S. 17.

[2]) Stenzel 73; Filarszky 23; Formánek 25; Voß 80; Trotter 77.

Zahlenverhältnisse bei Blüten sind die 2-Zahl oder 4-Zahl aller oder einzelner Blütenkreise. Weiters kommen auch Übergangsformen von inneren zu äußeren Blumenkronblättern, seltener von Kronblättern zu Staubgefäßen vor. Sehr mannigfach sind auch die Abänderungen der grünen Flecken auf den inneren Perigonabschnitten. Endlich kommen auch Blüten, die man sich durch Verwachsung zweier, mehr oder minder unvollständig ausgebildeter Blüten entstanden denken kann, oder gar zwei normal entwickelte Einzelblüten auf einem Schaft vor.

2. Gattung. **Leucoium L. Knotenblume.**

Die Gattung *Leucoium* unterscheidet sich von der ihr sehr nahestehenden Gattung *Galanthus* sofort durch die Gleichartigkeit aller sechs Perigonabschnitte, die in eine knotig verdickte Spitze auslaufen und daher der Gattung ihren deutschen Namen gegeben haben. Ein weiterer Unterschied im Blütenbau liegt in der Form des Griffels, der bei *Leucoium* stets mehr oder weniger keulenförmig ist.

Auch diese Gattung hat ihr Hauptverbreitungsgebiet in den Mittelmeerländern, erstreckt sich jedoch stärker nach Norden als *Galanthus*. Unter den etwa 10 Arten[1]) finden sich drei Endemismen und zwar *L. longifolium* J. Gay. und *L. roseum* Mart. auf Korsika und *L. pulchellum* Salisb. auf den Balearen. Im allgemeinen erstreckt sich das Vorkommen der Gattung von Nordafrika (Marokko, Algerien, Nord-Tunesien) über die ganze Pyrenäenhalbinsel, Sizilien und Italien, die nördlichen Teile der Balkanhalbinsel und die nördlichen Küstengebiete Kleinasiens, über den ganzen Kaukasus bis ans Kaspische Meer und wird nördlich begrenzt durch eine Linie, die den südlichen Teil der Krim umfaßt, dann südlich des Dnjestr gegen Schlesien und weiter bis etwa in die Gegend der Elbemündung verläuft. Im Westen fehlt *Leucoium* westlich einer Linie, die von der Seinemündung in einem Bogen bis an die Gironde verläuft. Das Schwergewicht der Verbreitung der Gattung liegt also nicht wie bei *Galanthus* im östlichen, sondern im westlichen Mittelmeergebiet. In Mitteleuropa kommt jedoch nur *L. vernum* L. und *L. aestivum* L., letzteres auch nur sporadisch, vor. Von diesen beiden Arten hat *L. vernum* wohl schon ein größeres Gebiet von Mitteleuropa besiedelt, als *Galanthus*. *L. aestivum* kommt dagegen nur in einzelnen begrenzten Gebieten vor.

3. Leucoium vernum L. — Frühlingsknotenblume, Märzbecher.

Standorte und Verbreitung. Die Frühlingsknotenblume, *Leucoium vernum* L., ist der Hauptvertreter der Gattung in Mitteleuropa. In der ganzen Lebensweise dem Schneeglöckchen ähnlich, teilt sie doch mit diesem nur selten den Standort. Die Frühlingsknotenblume liebt viel feuchtere Standorte als das Schneeglöckchen. Nicht selten bewohnt sie ausgesprochen nasse, moorige, ja selbst Sumpfwiesen, auf denen *Galanthus* nicht fortkommen kann. Dabei scheint sie auch geringere Ansprüche an die Belichtung zu stellen, da sie z. B. im Erzgebirge in feuchten Schluchten vorkommt, wo sie den Standort mit *Lunaria rediviva*, *Geum rivale*, *Aruncus silvester*, *Circaea alpina*, *Petasites albus* usf. teilt[2]). Im östlichen böhmischen Mittelgebirge finden wir sie sogar in Fichtenwäldern[2]), begleitet von *Equisetum silvaticum*, *Actaea spicata* und den besonders schattenliebenden *Pirola rotundifolia* und *P. uniflora* usw. Auf Moorboden finden wir sie beispielsweise im Sotschnauer Moor im Böhmisch-Mährischen Gebirge[2]) in Begleitung von *Carex cyperoides*, *Juncus squarrosus*, *Trollius europaeus* und *Rumex maritimus*, also sichtlich auf äußerst

[1]) Da eine monographische Bearbeitung nicht vorliegt, ist es nicht möglich, eine genaue Zahl anzugeben.

[2]) Hayek, Pflanzendecke Österreich-Ungarns. 1.

nassem Boden. Besonders scheint *L. vernum* feuchte Auwälder und feuchte Wiesen zu bevorzugen, so die Marchauen in Niederösterreich, die Auen der Donau und viele andere. Ist die nötige Bodenfeuchtigkeit vorhanden, so geht es aber auch auf Alpenmatten und nicht selten finden wir es auch in Obstgärten, hier aber wohl meist nur verwildert. Schon aus seinen Begleitpflanzen kann man auf die hohe Bodenfeuchtigkeit, mitunter auch auf ein relativ geringes Lichtbedürfnis schließen. In vertikaler Richtung scheint die Frühlingsknotenblume die mittleren Höhenlagen am meisten zu bevorzugen. In die norddeutsche Tiefebene dringt sie nirgends weiter ein[1]), ist aber im mitteleuropäischen Mittelgebirge und dem gegen Norden anschließenden Hügelland verbreitet. In Schlesien fehlt sie den Hochsudeten, dringt aber in deren Vorgebirgen bis etwa 900 m vor, und wird anderseits im Gesenke und der Ebene immer seltener. Nur im westlichen Schlesien entfernt sie sich weiter vom Gebirge[2]) und erreicht in dem angrenzenden Kreise Fraustadt in der ehemaligen Provinz Posen ihre am weitesten vorgeschobenen Standorte[3]). Auch den Hochalpen ist *L. vernum* fremd, doch findet man es nicht selten auf den Alpenmatten der subalpinen Region. So kommt es in den Allgäuer Alpen bei Oberstdorf bis 1300 m s. m. vor[4]), in einer Seehöhe von ca. 1400 m beobachtete ich es im Gebiet des Hochlantsch in den steirischen Kalkalpen (Breitalm) und im Ledrotal in Südtirol steigt es gar bis 1600 m hinauf.

Als mitteleuropäische Nordgrenze wird eine Linie angegeben, die von Hannover über Gifhorn, Neuhaldensleben, Zerbst, Sommerfeld, Beuthen a. O. und Glogau nach Myslowitz führt. Verfolgt man diese Linie auf der Karte, so springt sofort der Umstand in die Augen, daß es ziemlich genau die Linie ist, die das mitteldeutsche Hügelland von der norddeutschen Tiefebene unter 100 m trennt. Einzig auf einigen Elbeinseln nächst Hamburg und Harburg und auf einer Insel der Este bei Buxtehude finden wir noch *L. vernum*, jedenfalls herabgeschwemmt und eingebürgert. Verwildert finden wir es auch sonst im nördlichen Gebiet sowie auch in England und Schweden, ein Beweis, daß die Möglichkeit seines Fortkommens auch in nördlicheren Lagen gegeben wäre. Auch im Westen folgt seine Verbreitungsgrenze ungefähr der Grenze der ostfranzösischen Mittelgebirge und zieht sich dann südlich der Isère gegen Osten. Im Süden erfüllt das Areal noch die Poebene und ragt noch ein Stück längs des Apennin auf die italienische Halbinsel; die Grenze verläuft dann nördlich von Istrien, etwa längs der Save, bis an den Bogen der Karpathen, dessen äußerer Linie sie folgt. Dem immergrünen Mediterrangebiet fehlt *Leucoium vernum* wegen der Trockenheit vollständig, im Gegensatz zu *Galanthus*. Ebenso ist die ungarische Steppe *Leucoium*-frei, während die Auen der Donau auch in Ungarn die Frühlingsknotenblume beherbergen (Fig. 435).

Das ganze, gut in sich abgeschlossene Areal wird auch außer durch die Steppengebiete Ungarns an vielen Stellen unterbrochen; man kann dies schon aus den Ansprüchen an die Bodenfeuchtigkeit leicht erraten. Überdies wurde das Areal durch die Kultivierung des Bodens vielfach durchbrochen, und an vielen Punkten ist die Frühlingsknotenblume dadurch fast oder ganz ausgerottet worden, daß sie als Frühlingsbote gerne in Gärten verpflanzt wurde.

Keimung. In der Keimung (vergl. Irmisch 41) von *L. vernum* ist kaum ein Unterschied gegenüber der von *Galanthus nivalis* L. festzustellen. Auch hier tritt erst im Frühjahr nach der Aussaat das erste Laubblatt über die Erdoberfläche.

---

[1]) Vergl. z. B. Garcke, Fl. v. Deutschland, 22. Aufl. (1922), S. 197.

[2]) Vergl. Schube, Die Verbreitung der Gefäßpflanzen in Schlesien (1903), S. 88—89.

[3]) Mitteilungen über Naturdenkmalpflege in der Provinz Grenzmark Posen-Westpreußen II (1926), S. 21 u. 32.

[4]) Nach Vollmann (79), S. 153.

Die Scheide des Kotyledo ist kürzer, aber dicker als bei der vorigen Art, der ganze Keimling kräftiger, was auch darin seinen Ausdruck findet, daß sich bald nach erfolgter Keimung eine — mitunter mehrere — Nebenwurzeln entwickeln. Die Scheide des Keimblattes bleibt eine dünne, weiße Haut, der im Endosperm des Samens liegende keulige Teil fällt gegen Ende der Vegetationsperiode ab. Zum Nährstoffspeicher entwickelt sich die Scheide des Laubblattes, die nach Abfallen der Spreite eine breite Narbe trägt. Im Juli findet man bereits auf der der abgestorbenen Nebenwurzel entgegengesetzten Seite die hervorbrechende neue Wurzel,

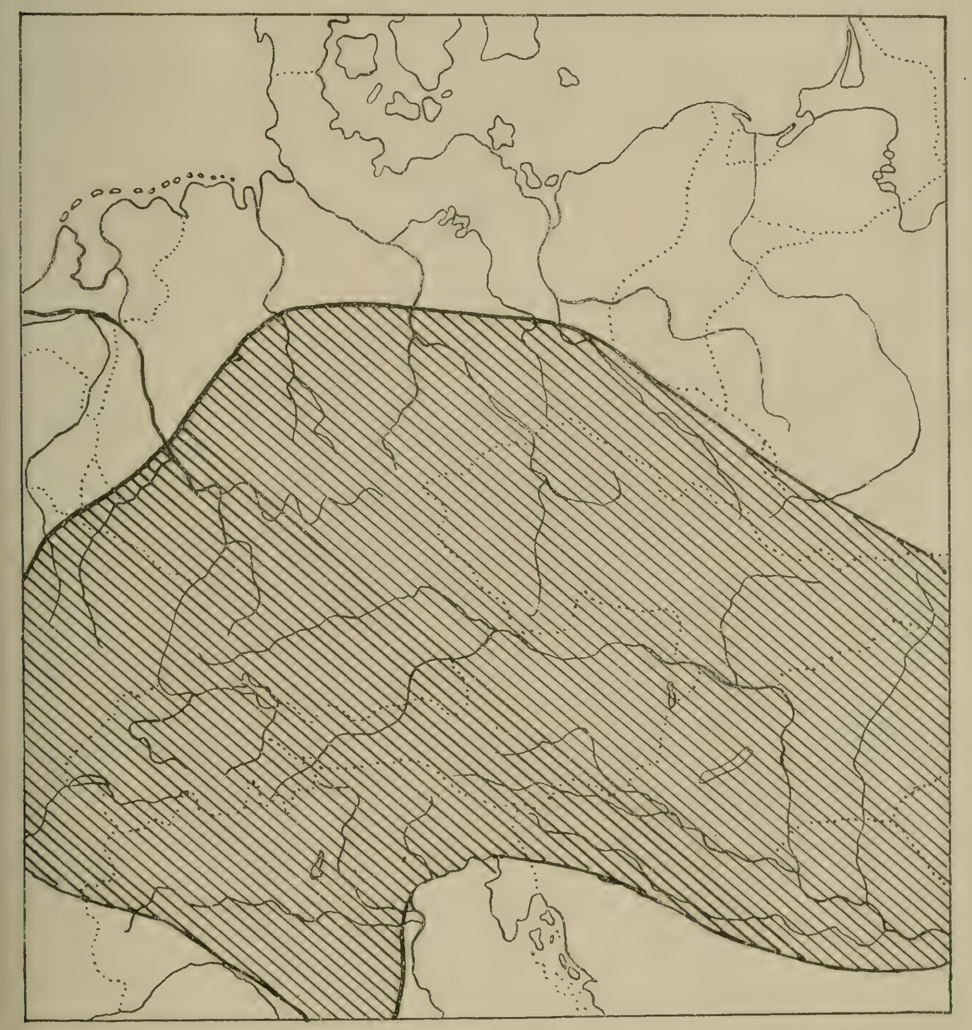


Fig. 435. Verbreitung von *Leucoium vernum* in Mitteleuropa (nach Diels).

so daß die wurzellose Periode nur sehr kurz ist. Der aus einem Scheidenblatt und einem Laubblatt bestehende Neutrieb des zweiten Jahres ist schon während der ersten Vegetationsperiode angelegt worden (Fig. 436 A, B).

Die Vorgänge der Erstarkung der Zwiebel gleichen im wesentlichen ebenfalls denen bei *Galanthus* (Fig. 436 C).

Unterirdische Vegetationsorgane. Die erwachsene Zwiebel liegt ca. 7 cm tief in der Erde. Schon daraus ist zu ersehen, daß stark kontraktile Zugwurzeln vorhanden sein müssen, die die Pflanze in diese Tiefe befördern. Diese Zugwurzeln entspringen am aufrechten Zwiebelkuchen allseitig, sind, im Gegensatze zu den Nährwurzeln, ziemlich gerade und reichen tief in den Boden. Ihre jährliche Kontraktion beträgt nach Draheim (7) ca. 1 cm. Die Nährwurzeln verlaufen mehr horizontal und sind dreimal dünner als die Zugwurzeln. Sie entspringen dicht unter der äußersten Zwiebelschale, manchmal durchbrechen sie diese auch und man

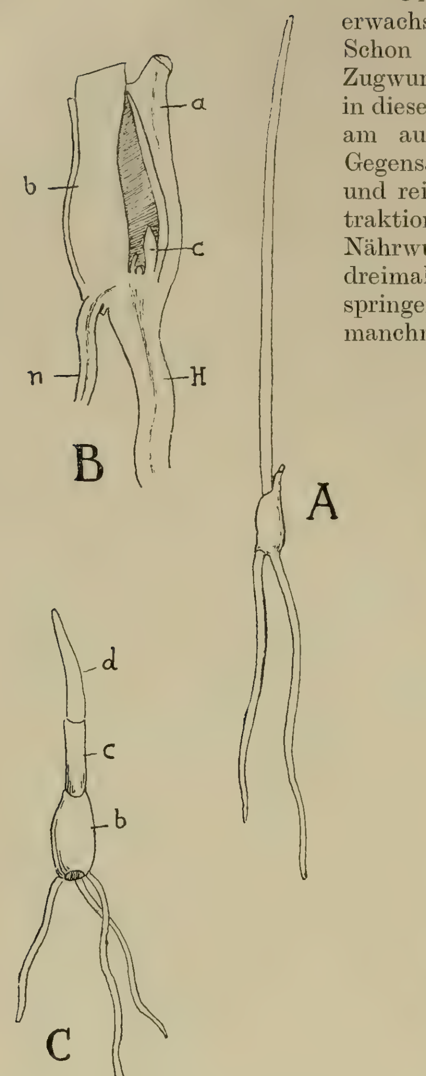


Fig. 436. Keimung und Erstarkung von *Leucoium vernum*. A Keimpflanze nach Abfallen des Samens. B Längsschnitt durch den Scheidenteil von A. a Keimblatt, b erstes Laubblatt, c Knospe, H Haupt-, n Nebenwurzel. C Austreibende einjährige Zwiebel. b Scheide des ersten Laubblattes der Keimpflanze, c Scheidenblatt, e Laubblatt des Neutriebes. (Nach Irmisch.)

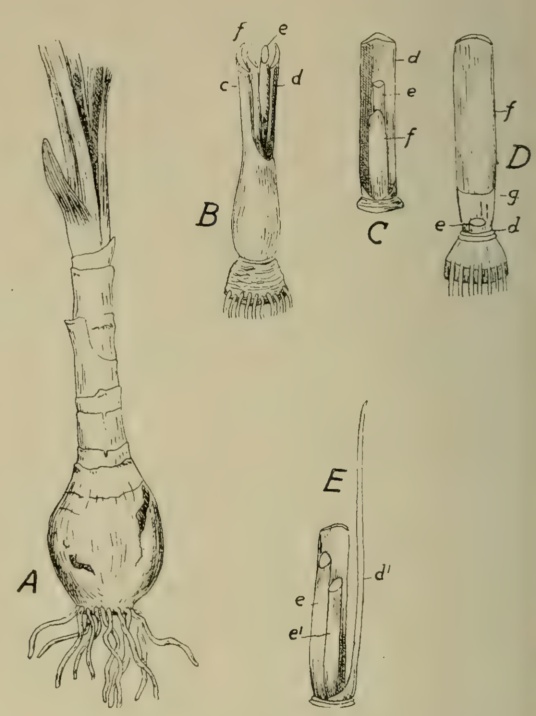


Fig. 437. *Leucoium vernum*. A Zwiebel einer blühfähigen Pflanze. B die Laubblattscheiden der Zwiebel, d Tragblatt des Schaftes, e Blütenschaft, f das schon entwickelte erste Blatt der Terminalknospe. C Blütenschaft e mit einem Tragblatt d; das erste Blatt f der Terminalknospe ist in diesem Falle noch unentwickelt. D der innerste Teil von B, das Blatt f mit einer geschlossenen Scheide g zeigend, e der abgeschnittene Schaft, d Narbe des abgeschnittenen Tragblattes d. E der innerste Teil einer Zwiebel mit 2 Blütenschäften, e Haupt-, e' Nebenschaft, d' Tragblatt von e'. (A Original B.; B—E nach Irmisch.)

kann dann erkennen, daß sie gerade unterhalb des diesjährigen Triebes inseriert sind. Sie besitzen nur an einigen Stellen spärliche Wurzelhaare, erreichen aber dafür eine starke Vergrößerung der Oberfläche dadurch, daß sie vielfach gekrümmt und geschlängelt sind. Eine Ausscheidung fehlt. Wie es bei dem Standort in Laubwäldern begreiflich ist, kommt auch eine fakultative Mykorrhiza vor. In den absterbenden Wurzelspitzen findet man Stärke. Beiwurzeln sind nur selten vorhanden.

Der wichtigste Unterschied zwischen der erwachsenen Zwiebel von *Leucoium vernum* und *Galanthus nivalis* liegt darin, daß bei *Galanthus* die Zwiebel zweijährig ist, also nur die Schuppen des eben vegetierenden und des vorhergegangenen Jahrganges in Funktion sind, bei *Leucoium* hingegen stets eine Reihe von Jahrgängen in ihrem Scheidenteil gleichzeitig erhalten sind. Eine weitere Verschiedenheit besteht in der Ausbildung der Scheidenblätter, die bei *Galanthus* stets — von ganz seltenen Abweichungen abgesehen — ganz spreitenlos sind, wogegen bei *Leucoium vernum* ein allmählicher Übergang vom Scheiden- zum Laubblatt stattfindet. Die *Leucoium*-Zwiebel ist also weniger differenziert, primitiver als die von *Galanthus*, bei dem eine weitestgehende Spezialisierung stattgefunden hat. Übereinstimmend bei den beiden Gattungen ist die axilläre Lage des Blütenschaftes und die terminale Stellung der nächstjährigen Knospe. Auch diese Zwiebel ist also ein Monopodium. Draheim (17) schreibt unbegreiflicherweise: „Die jungen, noch nicht blühenden Zwiebeln sind monopodial, erst mit der Blüte kommt das Sympodium". Wenn nun auch tatsächlich durch die Entwicklung des Blütenschaftes eine zweite Achse entsteht, so geht doch aus dem Wortlaut offensichtlich die Anschauung hervor, daß die Zwiebel selbst sich nun in ein Sympodium verwandle. Die terminale Lage der Triebknospe geht jedoch schon aus der Beschreibung der Zwiebel durch Irmisch (87) hervor und wurde von Čelakovsky[1]) hinreichend bewiesen.

Die über 2 cm dicke Zwiebel (Fig. 437) einer blühbaren Pflanze ist außen von nur wenigen braunen, häutigen Schalen umkleidet, auf die eine große Anzahl von nicht gerade dicken, aber doch fleischigen, weißen Schalen folgt. Sie stellen die basalen Teile der Blattscheiden dar und werden von oben nach unten zu allmählich ausgesogen. Da überdies der Scheidenteil der Blätter verschieden lang ist, sind die innersten Zwiebelschuppen stets länger als die äußeren. Man sieht also am Hals der Zwiebel stets zahlreiche Scheidenränder, die teleskopartig ineinander gestellt erscheinen. Die äußeren sind am Rande bereits mehr oder weniger braunhäutig. An einer zum ersten Male blühenden Zwiebel findet man — die ganz abgestorbenen Häute nicht mitgezählt — ca. 8—12 fleischige Schalen, die sämtlich rings geschlossen sind. Am eben vegetierenden Sproß findet man von außen nach innen fortschreitend zunächst 1—2 hohe, weiße Scheidenblätter mit einem mehr oder weniger starken Ansatz einer kurzen Lamina, darauf folgen wieder 1—2 Laubblätter, die eine etwa 1.5—2 cm hohe, rings geschlossene Scheide besitzen. Der Aufbau erfolgt genau in ½-Stellung. Wiederum opponiert dem inneren der beiden vorgenannten Blätter folgt abermals ein Laubblatt, welches jedoch keine geschlossene Scheide, sondern nur eine Verbreiterung an der Basis hat. Vor diesem steht der Blütenschaft und hierauf die Triebknospe für das nächste Jahr, deren erstes Blatt mit dem scheidenlosen Blatt des gegenwärtigen Triebes alterniert. Mitunter sind zwei Blütenstengel entwickelt, dann steht der zweite neben dem ersten in der Achsel eines meist langen, sehr schmalen, häutigen Blattes, welches etwas zur Seite gedrängt erscheint. Von der Basis des scheidenlosen Laubblattes läuft eine schmale Leiste, gewissermaßen als die Andeutung einer Scheide rings um den Blütenschaft und die Triebknospe, ähnlich, wie dies v. Gottlieb-Tannenhain als seltene Ausnahme bei *Galanthus nivalis* beobachten konnte. Das erste Blatt des Triebes ist entweder ein normales

[1]) Čelakovsky, Über einige dem phytostat. Gesetze unterliegende Fälle von Verzweigung, Pringsh. Jahrb., 32, S. 352.

Scheidenblatt mit kurzem Lamina-Ansatz, welches normal im nächsten Frühjahr zur Entwicklung gelangt, oder aber es nimmt eine Ausnahmestellung ein, indem es eine Laubblattanlage mit geschlossener Scheide ist, die schon in diesem Jahre zur Ausbildung gelangt und mit den diesjährigen Blättern zugleich abstirbt. In diesem Falle ist die axilläre Stellung des Blütenschaftes am deutlichsten zu erkennen. Diese Laubblattanlage kann aber überhaupt unausgebildet bleiben, dann wächst nur das nächste Blatt, das stets ein normales Scheidenblatt ist, im nächsten Frühjahr heran. Die Scheidenblätter und die äußeren Laubblätter werden am Ende der Vegetationsperiode zu den rings geschlossenen Zwiebelschalen, wobei sich, wenigstens anfangs, die aus ersteren hervorgegangenen durch die rings verlaufende Narbe von den anderen unterscheiden. Dadurch, daß eine blühfähige Zwiebel jedes Jahr eine halbumfassende Schuppe ausbildet, unter welcher regelmäßig



Fig. 438. Durch Nebenzwiebelbildung entstandene Gruppe von *Leucoium vernum*. (Original B.)

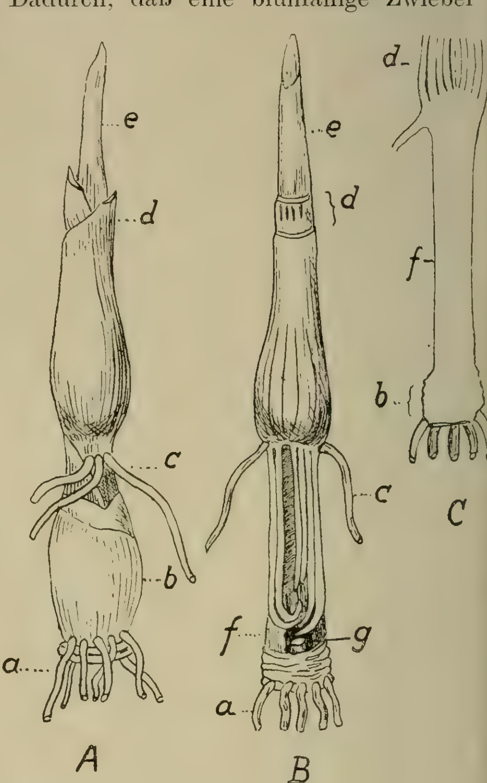


Fig. 439. *Leucoium vernum.* Zwiebel mit verlängertem Internodium. A Gesamtansicht. a Wurzeln, b Scheiden der unteren Zwiebel. c Wurzeln, d und e Scheiden der oberen Zwiebel. B die Scheiden b entfernt, g Nebenknospe, f Internodium. C Längsschnitt durch das Internodium f. (Nach Irmisch.)

der zu einem weißen Bändchen gepreßte Rest eines Blütenstieles liegt, kann man beim Zerlegen einer alten Zwiebel leicht feststellen, wieviele Jahrgänge an ihr noch erhalten sind. Man kann auf diese Weise bis 4 gut erhaltene Jahrgänge erkennen, wobei zwischen je zwei Blütenstengeln bald drei, bald vier geschlossene Scheiden liegen.

Auch bei *L. vernum* können in den Achseln der unteren, älteren Zwiebelschuppen Nebenknospen auftreten. Hier ist es aber nicht so regelmäßig der Fall wie bei *Galanthus*, weshalb man in der Natur, namentlich an minder günstigen Standorten, seltener die dichten Rasen findet, die für *Galanthus* so charakteristisch sind. Unter günstigen Ernährungsverhältnissen allerdings kommen auch sie nicht allzu selten vor, so daß die Bezeichnung der kleinen Rasenbildungen als „*Leucoium*-Typus“ seine Berechtigung hat. Über die ökologische Bedeutung dieser Wuchsform wurde schon bei *Galanthus* gesprochen (s. oben S. 734) (Fig. 438).

Eine Verlängerung der Zwiebelachse bezw. eines ihrer Internodien zum Zwecke des Emporsteigens einer zu sehr in die Tiefe geratenen Pflanze, ähnlich wie wir sie bereits bei *Galanthus* kennen lernten, beschreibt Irmisch (87) ausführlich. Er hielt sie allerdings für eine sehr seltene Erscheinung. An der Grundachse einer Zwiebel waren, abgesehen von den vertrockneten Schalen, die Zwiebelschalen dreier Jahrgänge vereinigt, wobei zwischen dem zweitvorjährigen und dem vorjährigen Teil der Zwiebel das Internodium zu einem etwa 2.5 cm langen, glatten, zylindrischen Körper ausgewachsen war, der von den ältesten Zwiebelschuppen eingehüllt wurde. Die vorjährigen Teile umschlossen normal die diesjährigen Scheiden- und Laubblätter, doch war kein Blütenschaft angelegt. Wurzeln entsprangen sowohl an der Basis des zweitvorjährigen, wie aus der des vorjährigen Jahrganges. Die letzteren wuchsen teilweise innerhalb der Schalen der unteren Zwiebel eng an den verlängerten Achsenteil angepreßt und wandten ihre Spitzen dann wieder nach oben, da sie den unteren Zwiebelboden nicht zu durchdringen imstande waren. Innerhalb der unteren Zwiebel war an der Basis des verlängerten Internodiums eine kleine Nebenknospe angelegt (Fig. 439). Noch auffallendere Verlängerungen an *L. vernum*-Zwiebeln beschreibt Voß (81), der sie ziemlich häufig fand, und zwar an Exemplaren, die in feuchtem, stark tonhaltigem Boden wuchsen. Er fand Verlängerungen der Achseninternodien bis auf 10 cm und wiederholt eine Entwicklung von zwei verlängerten Trieben aus einer unteren Zwiebel. Der zweite verlängerte Trieb ist ein Nebensproß der alten, unteren Zwiebel. Er kann eine obere Zwiebel ausgebildet haben, doch kann sie auch fehlen, jedenfalls wird sie jedoch dann im nächsten Jahr ausgebildet werden. Voß fand stets alle Zwiebeln reich bewurzelt, sowohl die unteren als auch die am oberen Ende der Achsenverlängerung. Die von ihm untersuchten Verlängerungen waren stets länger, aber viel schlanker als die von Irmisch beschriebene. Eines der untersuchten Exemplare trug an der stärkeren Zwiebel zwei normale, kräftige Blütenschäfte (Fig. 440).

Periodizität. Der Vegetationsrhythmus wurde von Diels (16) untersucht. Dieser fand, daß unter normalen Verhältnissen die Streckung der Blätter erst etwa Mitte Februar einsetzt und in raschem Anstieg bis etwa in das letzte Drittel des März dauert, um dann erst zum Stillstand zu kommen. Wurde die Winterkälte dadurch ausgeschaltet, daß die Pflanze Ende Oktober in ein Gewächshaus gebracht wurde, so begann das Streckungswachstum sofort, schritt aber nur sehr langsam fort bis Ende Januar. Im Februar wurde es stärker, aber doch nicht so kräftig wie bei den Freilandpflanzen, und kam vor Mitte März zum Stillstand, ohne die Höhe der nicht getriebenen Exemplare zu erreichen. Im Mai — bei Freilandpflanzen erst gegen Juni — erfolgte dann das Vergilben der Blätter und der Eintritt der Ruheperiode. Diels bezeichnet diese Lebenskurve direkt als *Leucoium vernum*-Typus und führt sie auf die mediterrane Abstammung der Pflanze zurück (Fig. 441).

Oberirdische Vegetationsorgane. Unter den Blättern findet man Übergänge vom schräg abgesetzten Scheidenblatt bis zum typischen Laubblatt. Gerade abgeschnittene Scheidenblätter, wie das Scheidenblatt bei *Galanthus* es gewöhnlich ist, fand ich nicht. Die Laubblätter sind im jüngsten Knospenzustand vollkommen flach aufeinander gepreßt. Schon frühzeitig zeigen sie eine grünlich-gelbe Farbe, die schon bei Beginn des Triebes in Grün verwandelt wird. An nicht blühfähigen

Pflanzen, die meist drei Laubblätter entwickeln, ist das innerste und das ihm opponierte Blatt auch später noch flach und zeigt einen flach dreieckigen Querschnitt, da es am Rücken stark verdickt ist; das äußerste Blatt hingegen bildet, da es dem ersten angepreßt ist, eine nach oben (innen) offene Rinne und ist auch etwas weniger verdickt. Der Querschnitt des ganzen Triebes ist infolgedessen annähernd quadratisch, mit ziemlich scharfen Kanten. An blühreifen Pflanzen werden durch den in der Mitte aufstrebenden Schaft alle Laubblätter rinnenförmig und der Querschnitt des Triebes über dem Zwiebelhals rautenförmig. Die erwachsenen Laubblätter sind bis etwa 35 cm lang, 4—13 mm breit, lineal, stumpf, mit einem etwas knorpeligen Spitzchen, dunkelgrün glänzend und nicht bereift. Sie bilden eine nach oben offene Rinne, sind jedoch am Rande wieder etwas abwärts gekrümmt. Während der Blütezeit werden sie noch vom Scheidenblatt in schräg aufwärts gerichteter Lage erhalten, später wachsen sie noch etwas in die Länge und fallen dann um. Es scheint mir, daß sie hiedurch in der Lage sind, das Licht weitaus besser zur Assimilation auszunützen, als in der aufrechten Stellung, in der sie sich gegenseitig viel stärker beschatten. Im anatomischen Bau

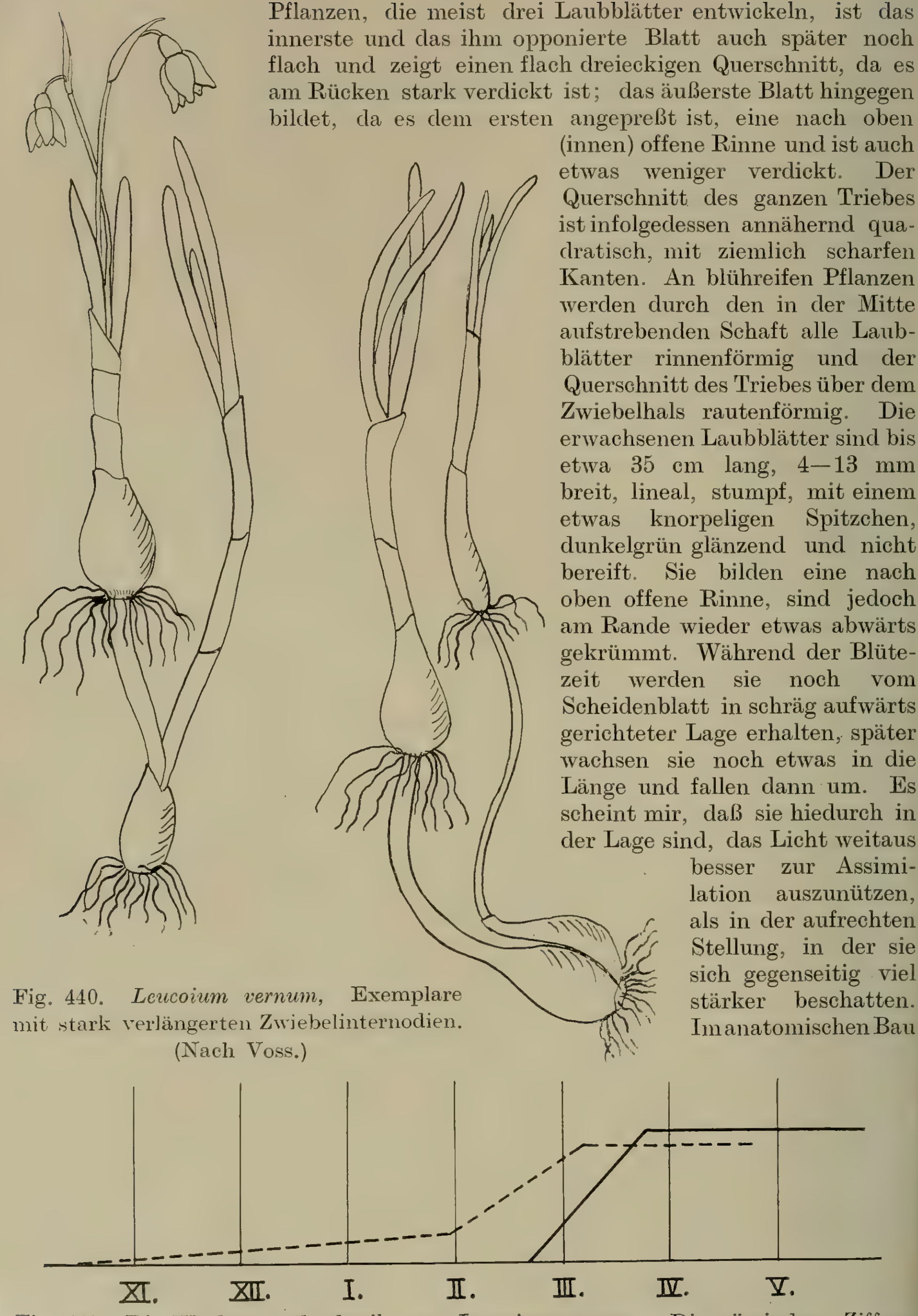


Fig. 440. *Leucoium vernum*, Exemplare mit stark verlängerten Zwiebelinternodien. (Nach Voss.)

Fig. 441. Die Wachstumsrhythmik von *Leucoium vernum*. Die römischen Ziffern geben den Monat an, die Ordinatenlänge entspricht der Wachstumsgröße im Maßstab 1:50. Ausgezogene Linie = Rhythmus des normalen Wachstums in Mitteleuropa, gestrichelte Linie = Rhythmus bei Ausschluß der Winterkälte. (Nach Diels.)

den *Galanthus*-Blättern durchaus ähnlich, besitzen die Blätter von *Leucoium* ebenfalls einen wohlausgebildeten Raphidenapparat, der sich von dem der vorigen Gattung durch die weit längeren und stärkeren Kristallnadeln unterscheidet (Fig. 442).

Sehr auffallend ist der ausgeprägte Geotropismus der ganzen Pflanze. Ich konnte feststellen, daß selbst in voller Blüte befindliche Exemplare sich innerhalb 24 Stunden aufzurichten vermögen, wenn sie schräg gelegt werden. Wird die Schräglage wieder aufgehoben, der unterste Teil der Pflanzen also wieder senkrecht gestellt, so richtet sich die Pfanze in kürzester Zeit wieder auf, wobei Blätter und Stengel ihre bogige Krümmung wieder verlieren und sich gerade strecken. Die Fähigkeit zu dieser Wachstumsbewegung besitzen fast alle Teile der Blätter und des Schaftes, am stärksten der noch im Scheidenblatt liegende und unmittelbar darüber befindliche Teil, dessen Krümmungsradius stets am kleinsten ist. Gegen die Spitzen zu verflacht sich der Krümmungsbogen allmählich.

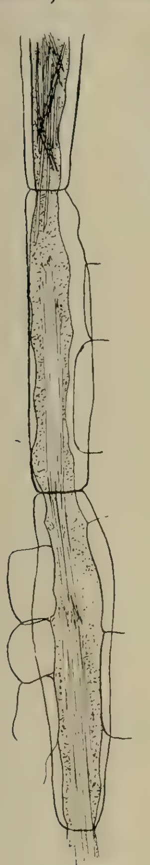


Fig. 442. Teil eines Raphidenschlauches von *Leucoium vernum* (nach Hanstein).



Fig. 443. *Leucoium vernum* L. am Hochlantsch (Steiermark). (Originalaufnahme B.)

Entwicklung und Morphologie der Blüten. Die blühfähige Zwiebel entwickelt in der Regel einen, seltener zwei Blütenschäfte (Fig. 443). Tritt ein zweiter Schaft auf, so steht dieser, wie oben erwähnt, neben dem ersten, meist etwas kräftigeren, in der Achsel eines langen, schmalen, verkümmerten Blattes. Die Stellung der beiden Schäfte ist dann so, daß sie sich gegenseitig abplatten und, dicht aneinander geschmiegt, etwa denselben, spindelförmigen Querschnitt ergeben, den unter normalen Verhältnissen der einzelne Schaft aufweist. Der Hauptschaft hat dabei die normale Stellung zu den Blättern und ist nur seitlich verschoben, während der Nebenschaft um etwa 30° verdreht steht.

Jeder Schaft trägt eine, seltener zwei, oder ganz ausnahmsweise sogar drei Blütenknospen. Gewöhnlich zweiblütig ist die kräftigere Form *L. carpathicum* Borb., die in Siebenbürgen häufiger auftritt. Zwei- oder Dreiblütigkeit entsteht dadurch, daß das eine Hüllblatt eine oder zwei seitenständige Blüten trägt. In dem letzteren Falle fand Wydler sie in eine Schraubel gestellt und jeden Schraubelzweig in der Achsel eines linealen häutigen Tragblattes. Überdies hat jeder Blütenstiel ein rückenständiges Vorblatt.

Beim Durchwachsen des Erdbodens und beim Hervorbrechen aus der Scheide verhält sich der Blütenstengel ganz ähnlich wie bei *Galanthus nivalis*. Die Blüte durchbricht ihre, ganz genau wie bei *Galanthus* gebaute Scheide, jedoch nicht vermittels eines seitlichen Druckes, den sie auf diese ausübt, sondern durch Längenwachstum. Alle 6 Blütenhüllblätter schließen in der Knospe zu einem festen und harten Kegel zusammen. Ihre Spitzen sind verdickt und die 3 äußeren Blätter greifen durch einen nach innen vorspringenden Zahn in die Zwischenräume zwischen den inneren Blättern ein. Der Blütenstiel ist, solange die Knospe in der Scheide liegt, gerade und steif, und durch sein Längenwachstum übt die harte Spitze der Knospe den zum Heraustreten führenden Druck auf die Scheide aus (vergl. auch **210**). Ist die Knospe hervorgetreten, so beugt sich der Blütenstiel zunächst etwas unter der Last der Knospe, so daß diese annähernd horizontal liegt. In diesem Zustande ist der Stiel noch kaum 10 mm lang, wächst aber rasch auf 30 mm heran, während er dicht unterhalb des Fruchtknotens eine starke geotropische Krümmung nach abwärts erleidet, durch welche die Blüte nickend wird.

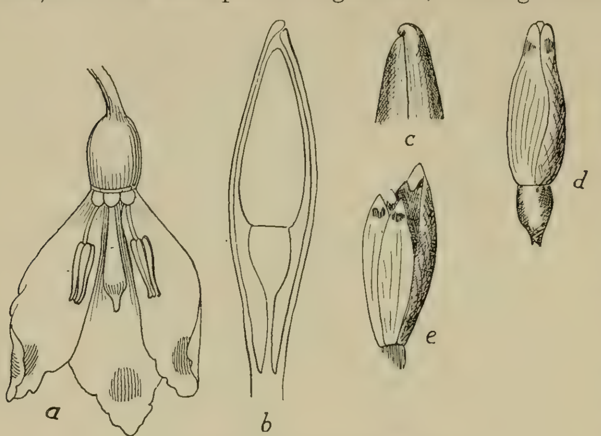


Fig. 444. *Leucoium vernum.*
a Blüte. Die drei vorderen Perigonblätter wurden entfernt, von den Staubblättern nur die beiden seitlichen gezeichnet, um das Bild klarer zu gestalten. (Kirchner.) b Lage der Knospe in der Spatha, c Spitze der Spatha, d die Knospe nach Entfernung der Spatha, e die drei inneren und ein äußeres Perigonblatt der Knospe, am äußeren Perigonblatt ist die Verdickung der Spitze zu erkennen (nach Wettstein).

Die meisten Blüten (Fig. 444) duften in der Jugend ziemlich stark veilchenähnlich; später haben sie einen entfernt an bittere Mandeln erinnernden unangenehmen Geruch. Sie sind homogam oder ganz schwach protogynisch. Die etwa 20 mm langen breitlänglichen Blütenhüllblätter sind untereinander fast gleich, weiß, mit einem gelbgrünen, bei der seltenen f. *luteolum* Aschers. et Graebn. rein gelben Fleck mitten vor der Spitze auf der Innen- und Außenseite, und schließen sich zu einem Glöckchen zusammen. An der Basis und an der Spitze sind sie stark verdickt. Überdies haben sie eine farblose Verdickungsstreifung ihrer ganzen Länge nach, von der Knuth (**102**) vermutet, daß sie als Wegweiser zu dem saftreichen Gewebspolster am Blütengrund diene, den er mit Kerner (**96** II, S. 166) für einen Ersatz eines Nektariums hält. Durch den glöckchenförmigen Zusammenschluß der Blumenkronblätter und die nickende Stellung der ganzen Blüte sind die darin eingeschlossenen Geschlechtsorgane vor Regen ausgezeichnet geschützt. Da die Blüte sich erst später als beim Schneeglöckchen öffnet, scheint ein wirksamerer Schutz gegen Frost

nicht so nötig zu sein. Wenigstens schließt sich die Blüte auch bei schlechtem Wetter nicht. Knuth und Irmisch sprechen allerdings von einem Schließen der Blüte bei Nacht, doch wird diese Angabe weder in der Literatur irgend bestätigt[1], noch konnte ich selbst eine solche Schließbewegung feststellen. Die Blüten bleiben vielmehr, wie ich feststellen konnte, ungeachtet dessen, ob sie im Freien oder im warmen Raum stehen, ob sie an der Wurzel oder abgepflückt sind, stets gleichmäßig offen, wenn die Knospe sich einmal geöffnet hat. Auf dem kreiselförmigen Fruchtknoten liegt ein dickfleischiges Polster aus einem saftreichen, weißen Zellgewebe, auf dem der Griffel und die Staubblätter sitzen und von dem Kerner wie auch Knuth vermuten, daß es von besuchenden Insekten ausgesaugt oder aufgezehrt werde. Der Griffel ist am Grunde dünn, verdickt sich nach oben keulenförmig und verjüngt sich dann wieder ziemlich plötzlich bis zur Spitze, auf der er die Narbenpapillen trägt. Ich untersuchte auch nach der Robinsohn'schen Methode auf Empfängnisfähigkeit und fand nur einen winzigen Punkt, die äußerste Griffelspitze empfängnisfähig. An der Spitze der Verdickung trägt der im übrigen weiße Griffel einen gelbgrünen, – bei der f. *luteolum* Aschers. et Graebn. wieder gelben —, rings herum laufenden Fleck und unterhalb desselben sondert er Nektar aus einer Art von an die Spitze der Karpelle gerückten Septalnektarien aus. Diese Sekretion wurde schon von Sprengel (nach Knuth **102**) entdeckt, von Kerner (**95**, Bd. II) und Knuth (**102**) jedoch übersehen und erst von Schniewind-Thies (71) genau untersucht und sichergestellt. Dieser fand an jungen Griffeln 4- oder 5eckige zartwandige, kutikularisierte Epidermiszellen, deren Außenwand sich später verdickt und nach außen vorwölbt, während gleichzeitig eine halbkugelige Verdickung in das Zellumen vorragt. Dieser nach innen verdickte Teil ist stärker lichtbrechend als die übrige verdickte Membran. Die Kutikula besitzt eine Querstreifung, die von parallel dem kürzesten Zelldurchmesser verlaufenden Leisten gebildet wird. Zu Beginn der Sekretion wird die halbkugelige Verdickung teilweise resorbiert und es entsteht in der Mitte eine im Querschnitt trichterförmige Fuge, welche die Zellmembran samt der aufgelagerten Kutikula durchbricht (Fig. 445). Unter den sezernierenden Epidermiszellen findet sich ein parenchymatisches subepidermales Gewebe. Die Staubblätter spreizen sich etwas vom Griffel ab, so daß die goldgelben Antheren sich nicht zu einem Streukegel zusammenlegen. Die Staubblätter sind etwa halb so lang wie die Blütenhüllblätter und etwas kürzer als der Griffel. Die Staubfäden sind viel kürzer als die Staubbeutel. Abgesehen davon, daß den Antheren das Konnektivspitzchen fehlt, finden wir hier die gleichen Verhältnisse wie bei *Galanthus*. Auch hier findet nur an der Spitze der Antheren eine Umkrümmung des Valom jeder Antherenhälfte statt, während die übrigen Teile nicht zurückgeschlagen werden, sondern in der ursprünglichen Lage verbleiben, so daß die Antheren sich scheinbar

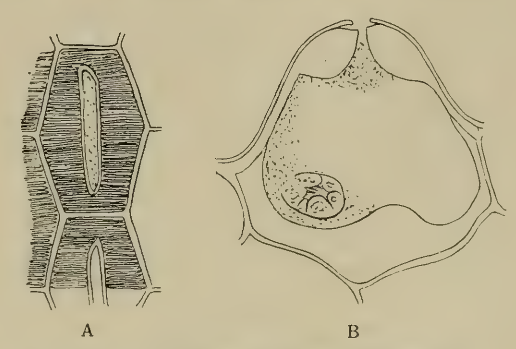


Fig. 445. *Leucoium vernum*, Nektarium. A Nektariumzellen in Flächenansicht. Man erkennt die stark geriefte Kutikula. B Querschnitt durch eine Zelle des Nektariums (nach Schniewind-Thies).

[1]) Rossner (67) spricht zwar ebenfalls von einer abendlichen Schließbewegung und dadurch hervorgerufener spontaner Autogamie, doch hat er diese Angaben ohne Überprüfung von Knuth (**102**) übernommen.

nur durch zwei Löcher an der Spitze öffnen. Infolge der Ausbildung des Endotheciums ist auch hier kaum eine merkliche Längsschrumpfung möglich. Antheren, die vor dem Öffnen 6,3 mm lang waren, verkürzten sich nur auf 5,2 mm, also um 17,5% (vgl. Troll 76.). Die Pollenkörner sind dunkelgoldgelb, brot- bis fast bohnenförmig, durchschnittlich 25 μ breit und 37 μ lang, mit einer Falte und netzig runzeliger Exine, ohne erkennbare Keimporen. Der Blütenstaub ist trockenmehlig und leicht, so daß er beim Anstoßen an die Antheren leicht ausfällt. Nach Rossner (67) lassen sich die Pollenkörner auf 2%iger gelatinehaltiger Rohrzuckerlösung in dunkler, feuchter Kammer leicht zum Austreiben der Pollenschläuche bringen.

Blütenbiologie. Die Blüten werden von Insekten nur wenig besucht. Beobachtet wurden nektarsaugende und pollensammelnde Honigbienen, die ganz in die Blüte hineinkriechen, sich lange in ihr aufhalten und sie in eine zitternde Bewegung versetzen, was manchmal dahin ausgelegt wurde, daß sie vielleicht das Fruchtknotenpolster oder den angeschwollenen Grund der Blütenhüllblätter anbohren[1]). Es scheint mir aber wahrscheinlicher, daß diese Bewegung beim Einbürsten des Blütenstaubes in die Körbchen hervorgerufen wird. Als weiterer Besucher wurde auch *Vanessa urticae* beobachtet (Knuth **102**). Die Honigbienen finden den Blüteneingang infolge der Saftmale der Blumenkronabschnitte und werden jedenfalls durch den grünen Fleck an der Griffelverdickung zu den in seiner Nähe befindlichen Nektarien geleitet. Sie stoßen dabei an die Narbe und an die Antheren an und werden infolge der Mehligkeit des Blütenstaubes reichlich überstäubt. Wegen des, wenn auch geringen Vorragens des Griffels über die Antheren erscheint bei Insektenbesuch Fremdbestäubung begünstigt, da die Besucher erst an die Narbe anstoßen müssen.

Meist wird die Ansicht vertreten, daß spontane Selbstbestäubung möglich, ja sogar häufig sei. Knuth sagt zwar, daß dies infolge des Absterbens der Antheren in der geöffneten Blüte nicht möglich sei, jedoch „beim abendlichen Schließen der Blüten“ erfolge, „indem die Antheren und auch die meist mit Pollen bestreuten Innenseiten der Perigonblätter mit der Narbe in Berührung kommen“. Kerner (Mskr.) wieder ist der Ansicht, daß einesteils durch die Schräglage der Blüte die Antheren eine Stellung zum Griffel annehmen, die es ermöglicht, daß die Narbe mit eigenem Blütenstaub bestreut werde, anderseits hält er es für möglich, daß bei der Pendelbewegung der Blüten im Winde Blütenstaub aus den schrumpfenden Antheren auf die Narbe fallen könne, wiewohl er gleich darauf betont, daß der Pollen zwar mehlig, aber nicht stäubend ist. Knuths Auffassung widerlegt sich von selbst, da ein abendliches Schließen der Blüten nicht beobachtet wurde[2]) und überdies infolge der Länge der Blütenhüllblätter eine Berührung ihrer bestreuten Spitzen mit der Spitze des nur halb so langen Griffels auch dann ausgeschlossen wäre, wenn eine Schließbewegung stattfinden würde. Die keulenförmige Verdickung des Griffels würde auch eine Berührung der Antheren mit der Narbe verhindern. Größere Wahrscheinlichkeit hätte die Kerner'sche Ansicht. Gegen sie sprechen jedoch andere Argumente. Damit die Antherenöffnungen in eine Lage zur Narbe gelangen, die ein Bestreuen derselben mit Pollen ermöglicht, müßte die Blüte eine, von der Lotrechten mindestens um 60° geneigte Lage einnehmen. Im Verhältnis zum Blütenschaft wäre diese Neigung nun freilich häufig anzutreffen, nicht aber auf die Senkrechte bezogen, da der Schaft fast niemals lotrecht steht, sondern gewöhnlich eine

[1]) Kirchner, Manuskript.

[2]) Nur Irmisch **41**, S. 64, gibt für *Leucoium* an, daß sich dessen Blüten öffnen und schließen können, verschweigt dies aber für *Galanthus*, so daß es sich auch um eine Verwechslung im Druck handeln kann. Er stellt diese Eigenschaft geradezu als Gegensatz hin.

schräge Lage einnimmt. Die Betrachtung der abgerissenen Blüte kann daher keinen Aufschluß über die Stellung der Blütenachse in der Natur geben. Bei Beobachtung am Standort konnte ich jedoch niemals einen größeren Neigungswinkel als höchstens etwa 30° feststellen, da die geotropische Krümmung sich je nach der Lage des Schaftes so einstellt, daß die Blütenachse ziemlich lotrecht zu stehen kommt. Einen Neigungswinkel von 60° dürfte jedoch auch der Wind nur ausnahmsweise herbeiführen, und da der Blütenstaub nicht stäubend ist und die Staubgefäße von der Blumenkrone um das doppelte überragt werden, kann man auch nicht annehmen, daß eine Luftbewegung im Innern der Blüte eine Bestäubung vermitteln resp. erleichtern könnte. Auch die winzige Größe der empfängnisfähigen Narbe muß Autogamie erschweren. Eine experimentelle Bestätigung der Autogamie konnte ich gleichfalls nicht entdecken, konnte im Gegenteil feststellen, daß vom Insektenbesuch abgeschlossene Blüten keine Frucht ansetzten, sondern samt dem Fruchtknoten nach dem Verblühen abfielen. Ich bin daher der Ansicht, daß Autogamie bei *Leucoium* höchstens ausnahmsweise vorkommen kann. Auch die Seltenheit wohl ausgebildeter Kapseln in freier Natur spricht für diese Annahme.

Frucht und Same. Die Blütendauer ist nach Rossner (67) sehr variabel und schwankt etwa von 15—31 Tagen. Die Temperatur übt hiebei keinen merkbaren Einfluß aus, doch scheint mit fortschreitender Jahreszeit die Blütendauer länger zu werden. Nach dem Verblühen richtet sich, wenn Bestäubung eingetreten war, der Blütenstiel wieder auf und streckt sich noch fast auf das doppelte seiner ursprünglichen Länge. Der Bau des Fruchtknotens gleicht dem von *Galanthus* (Fig. 446). Die Embryobildung wurde von Schaffner (70) eingehender studiert. Der Embryosack füllt den an die Mikropyle anschließenden Teil der von zwei Integumenten eingehüllten Samenknospe derart aus, daß ihn nur wenige Zellschichten von den Integumenten trennen und das Nucellusgewebe auf den unteren Teil der Samenknospe beschränkt ist (Fig. 447). Am Embryo entwickelt sich zuerst das Radikulaende, erst wenn dieses fertig ist, bildet sich auch die Plumula aus. Das Endosperm entwickelt sich sehr rasch und seine Zellen werden bald von anfangs kleinen, später größeren Stärkekörnern erfüllt. Erst im letzten Entwicklungsstadium erfolgt die Verdickung der Zellwände des Endosperms und damit die Ausbildung von Tüpfelkanälen. Der anschwellende und sich ausbreitende Funikulus, z. T.

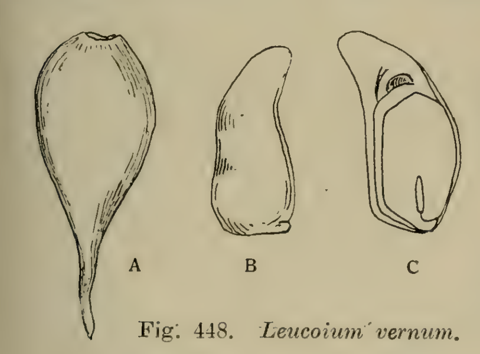


Fig. 448. *Leucoium vernum.* A reife Kapsel, B Samen, C derselbe im Längsschnitt. (Nach Irmisch.)


Fig. 446. Schematischer Querschnitt durch den Fruchtknoten von *L. vernum.* (Original B.)

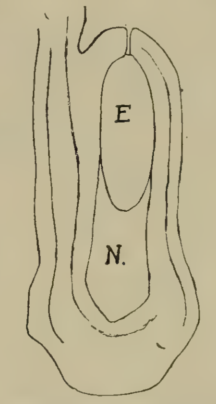


Fig. 447. *Leucoium vernum.* Längsschnitt durch eine Samenanlage. E Embryosack, N Nucellus. (Nach Schaffner.)

aber auch die äußere Hülle bildet einen flügelartigen Anhang. Auch der reife Samen ist dem von *Galanthus* sehr ähnlich. Er ist von diesem, außer durch seine schwach bräunliche Farbe, hauptsächlich dadurch verschieden, daß sein fleischiger Anhang nicht hakenförmig gekrümmt, sondern ziemlich gerade ist und sich nur langsam gegen sein Ende zu verjüngt und abrundet (Fig. 448). Er ist ohne diese Anhängsel länglich-eirund, bei *Leucoium vernum* im Längsschnitt schmäler elliptisch als bei *Galanthus*.

Die Samenkapsel (Fig. 448 A) ist, wie bei *Galanthus*, fleischig, weich, und öffnet sich nur bei Feuchtigkeit, während sie im Trocknen zäh und lederartig wird und schwer aufreißt. Sie ist bei *Leucoium vernum* birnenförmig, indem ihre Basis allmählich in den Stiel übergeht. Von den Samenanlagen kommen nur wenige zur Entwicklung, auch wenn reiche Bestäubung stattgefunden hat. Irmisch fand nur 10 bis 14, Knuth nur 7 Samen in jeder Kapsel. Überdies ist eine gleichmäßige Ausbildung aller Fächer der Kapsel sehr selten, wodurch die Frucht meist unregelmäßig geformt ist. Am Gipfel der Frucht sieht man eine kreisförmige Narbe, die von den etwa 3—4 Wochen nach der Blütezeit abgefallenen Blumenkronblättern herrührt und in deren Mittelpunkt die punktförmige Narbe des Griffels zu erkennen ist.

4. Leucoium aestivum L. Sommer-Knotenblume.

Verbreitung und Standorte. Die Sommerknotenblume ist, wie die vorige Art, ein Kind Südeuropas, obwohl sie auch dort an vielen Stellen vollständig fehlt. In den mediterranen und pontischen Einstrahlungen dringt sie auch vielfach nach Mitteleuropa vor, z. T. sogar weiter als *L. vernum*, ihre Verbreitungsbezirke sind jedoch viel weniger zusammenhängend als bei letzterer Art, ihr Vorkommen viel sporadischer, so daß sie für Mitteleuropa als höchst seltene Pflanze betrachtet werden muß. Zahlreiche Vorkommen, so die in Belgien, Holland und Dänemark und wohl auch in Norddeutschland, sind jedenfalls auf Einschleppung und Verwilderung zurückführen.

Von Südeuropa dringt sie nach Küstenland, Krain und Untersteiermark im ehemals österreichischen Gebiet vor, fehlt jedoch in vielen südalpinen Tälern, wie in Südtirol, Kärnten, Tessin und Wallis. In der Schweiz findet man sie einzig in den westlichen Kantonen Neuenburg und Bern an einzelnen Stellen bei Landeron, Niedau und Maienried. In Österreich folgt sie der Donau von Stockerau abwärts bis an die March und längs dieser aufwärts bis Drösing, wird ferner bei Engelhartsstetten und Achau in Niederösterreich gefunden. Diese niederösterreichischen Vorkommnisse sind Ausläufer des ungarischen Verbreitungsgebietes, wo *L. aestivum* in den nassen Flußalluvionen, zum Teil direkt im Schilfrohr und in *Carex*-Beständen (bei Preßburg) oder sonst in nassen Auwäldern, feuchten Wiesen usf. verbreitet ist und namentlich im westlichen Teil längs der Raab und Donau vordringt. Längs der March und Iglawa dringt es auch nach Mähren vor, wo es bei Lundenburg, Schakwitz bei Auspitz, Dürnholz und Unter-Wisternitz vorkommt. Die Standorte in Deutschland sind hingegen sehr isoliert. Ein Vorkommen in Oberschlesien bei Oswieçim und Pleß, sowie der Standort in der Lausitz zwischen Ostritz und Blumberg bei Zittau mögen noch Ausläufer des pontischen Areals sein, die übrigen Standorte lassen sich jedoch nirgends anschließen. In Elsaß-Lothringen kommt *L. aestivum* bei Bitsch, Niederbronn, Oberbronn, Zinsweiler und Markirch, in der bayrischen Pfalz bei Trippstadt und bis zum Jahre 1886 auch bei Speyer vor. An diese Standorte dürfte das Vorkommen in den Schweizer Kantonen Bern und Neuchâtel anzuschließen sein, welches selbst wieder an das französische Areal anschließt. In Mittel- und Norddeutschland kann man jedoch nur Einbürgerung annehmen. Sicher war dies bei Elsterwerda der Fall, wo die Art um 1860 angepflanzt wurde. Sonst sind noch eine Reihe von Standorten bekannt, so am Ufer der Este bei Meisburg, an der

Elbe bei Buxtehude, bei Altkloster bei Stade, am Schloß bei Warendorf nächst Sassenberg (Westfalen) und an der Wacknitz bei Lübeck[1]) (Fig. 449).

L. aestivum liebt das Wasser noch mehr als die Frühlingsknotenblume. Sein Standort muß wenigstens feucht sein, wie feuchte Wiesen und Auen, Sumpfwiesen sind ihm jedoch noch lieber und mitunter, wie z. B. bei Preßburg, lebt die Sommerknotenblume im Röhricht von *Phragmites* und *Carex*-Arten. Infolgedessen breitet sich ihr Areal vorwiegend längs der Flußläufe aus und meidet alle Trockengebiete.

Keimung. Die Keimung (vergl. Irmisch 41) erfolgt, bei Aussaat unmittelbar nach der Samenreife im Juli, die den natürlichen Verhältnissen entspricht, regel-



Fig. 449. Verbreitung von *Leucoium aestivum* in Mitteleuropa. (Nach Literaturangaben zusammengestellt. B.)

mäßig schon im folgenden Herbst. Sie entspricht in allen wesentlichen Punkten der von *Galanthus* und *Leucoium vernum*. Nebenwurzeln werden bei der Keimung

[1]) Die Standortsangaben wurden wie bei *Galanthus* allen wichtigeren Florenwerken entnommen, diese wurden daher hier nicht mehr einzeln zitiert.

in der Regel nicht gebildet. Das erste Laubblatt, welches aus der Scheidenmündung des Keimblattes dringt, besitzt eine sehr hohe Scheide, die fast ganz unter der Erde bleibt, und eine kurze, grüne Lamina. Es bleibt in der Regel niedrig, während das zweite Blatt sich im Laufe des folgenden Frühlings zur Länge einer Spanne entwickelt, jedoch nur eine niedrige Scheide hat, die noch ein kleines, drittes Blatt umschließt. Später brechen dicht unterhalb des Keimblattes Nebenwurzeln hervor, die deutlich eine Koleorrhiza erkennen lassen. Das Keimblatt stirbt später ab und bleibt entweder als dünnes Häutchen stehen oder es fällt frühzeitig der Zersetzung anheim. Die Spitze der Laubblätter gliedert sich vom Scheidenteil ziemlich bestimmt ab und verfällt, während die Scheiden zu Zwiebelschalen werden (Fig. 450).

Zu Beginn der zweiten Vegetationsperiode, schon im Herbst, tritt aus der Zwiebel erst ein Scheidenblatt mit kurzer Lamina hervor, dem, meist erst im Frühjahr, 1—3 Laubblätter folgen. Die Keimwurzeln und die alten Nebenwurzeln sind

Fig. 450. *Leucoium aestivum.* Keimung. A freipräparierter Embryo. B Längsschnitt durch dessen Radicularende. C Längsschnitt durch den gekeimten Samen, 1 Testa, 2 Endosperm, 3 das keulenförmige Ende des Kotyledo. D Keimpflanze, a Keimblattscheide, b und c Laubblätter. E Keimblattscheide (a) mit der ersten Nebenwurzel (n) und Anlage einer zweiten (o). F Längsschnitt durch die Keimblattscheide (a—a'), b, b' und c, c' Laubblätter, d nächstjährige Knospe, n Anlage einer Nebenwurzel (nach Irmisch).

im zweiten Herbst schon abgestorben, oft aber noch nicht verwest. Die neuen Nebenwurzeln, nach Irmisch bis 6, treten rings aus der von unten her absterbenden Grundachse. In den nun folgenden Jahren bleibt es bei der Ausbildung von mehreren Scheiden und Laubblättern, wobei die Pflanze immer stärker wird. Erst im 5. oder 6. Jahre, unter ungünstigen Verhältnissen aber auch weit später, tritt die Blühreife ein.

Bau der Zwiebel. Wie alle vegetativen Teile ist auch die Zwiebel von *L. aestivum* der von *L. vernum* an Größe weit überlegen. Irmisch bildet eine erwachsene kräftige Zwiebel in natürlicher Größe ab, welche einen Durchmesser von 6 cm aufweist. Den Durchmesser einer zum ersten Male blühenden Zwiebel konnte ich mit 3 cm feststellen. Im Bau ist die erwachsene Zwiebel der der vorigen Art im wesentlichen gleich. Der Übergang vom Scheidenblatt zum Laubblatt ist hier aber noch mehr verwischt, da alle Scheidenblätter eine, wenn auch kurze, so doch normal gebaute, grüne Lamina aufweisen. Zwischen dem vor- und diesjährigen Blütenstengel befinden sich etwa 7—9 Blattorgane. Von diesen entwickelt sich häufig das erste, seltener auch das zweite Blatt oberhalb eines Blütenschaftes noch mit diesem zugleich, wie dies auch bei der vorigen Art zu beobachten war. Die beiden ersten Blätter sind Scheidenblätter mit sehr langer Scheide und sehr kurzer Lamina. Bei den nun folgenden kehrt sich allmählich dieses Verhältnis um, indem die Lamina immer länger, die Scheide immer kürzer als die des vorhergegangenen Blattes ist.

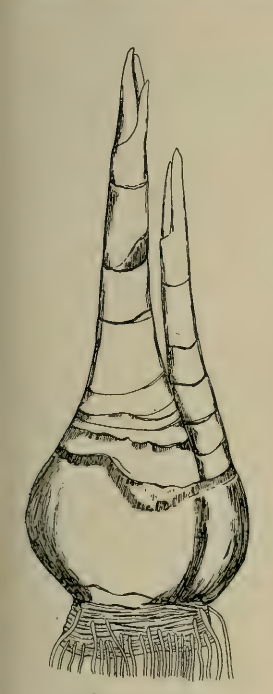


Fig. 451. *Leucoium aestivum.* Alte Zwiebel im Herbst (nach Irmisch).

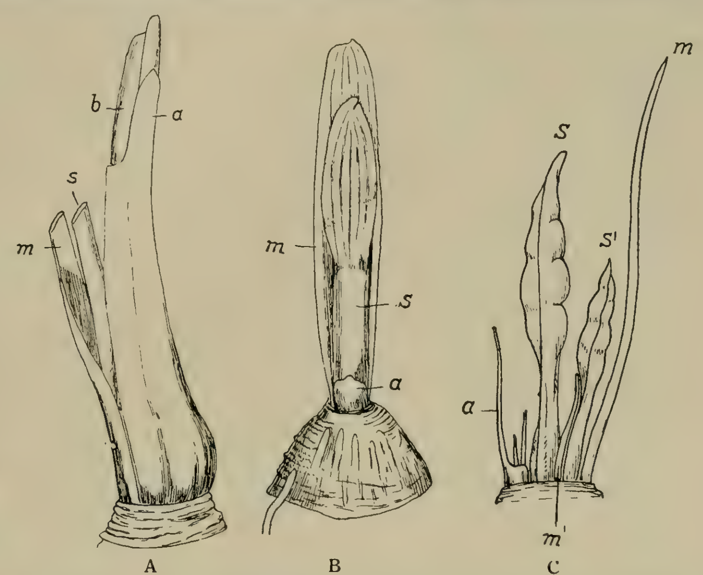


Fig. 452. *Leucoium aestivum,* die inneren Teile der Zwiebel im Herbst. A Rest des Schaftes (S) und dessen Tragblattes (m) mit dem Neutrieb, a Scheidenblatt, b Laubblatt. B Schaft des Neutriebes (S) mit seinem Tragblatt (m) und der Anlage des darüberstehenden Blattes (a). C Schematisierte (verbreiterte) Seitenansicht der innersten Teile des Neutriebes, m Tragblatt des Hauptschaftes s, m′ Tragblatt des Nebenschaftes s′, a in Entwicklung begriffenes erstes Blatt der Terminalknospe. (A, B nach Irmisch, C Original B.)

Die Scheiden sind rings geschlossen. Erst das Tragblatt des Blütenschaftes ist scheidenlos und auch nicht einmal am Grund wesentlich verbreitert, wie dies bei *L. vernum* noch der Fall war. Die Lage aller Organe gegeneinander ist genau so wie bei der Frühlingsknotenblume. Da die Schalen der Zwiebel allmählich von oben nach unten zu absterben, die inneren Scheiden außerdem kürzer als die äußeren sind, ist es charakteristisch für diese Art, daß der Zwiebelhals deutlich die Grenze zweier oder mehrerer Scheiden übereinander trägt und sich durch diese Scheiden die Ränder der kürzeren inneren Scheiden ausprägen. Wie bei voriger Art, aber noch

häufiger, entwickeln sich manchmal zwei Blütenschäfte nebeneinander, von denen der zweite in der Achsel eines auf die Seite gedrängten, schmalen und verkümmerten Blattes steht (Fig. 452).

Gay (29 und 30) und Kornhuber (47) fanden wiederholt Exemplare mit verlängertem Zwiebelinternodium, wie sie bei *Galanthus* und bei *L. vernum* beschrieben wurden. Gay stellte mitunter sogar drei übereinander liegende Zwiebeln fest, die einem Emporsteigen der Pflanze bis zu 15 cm entsprachen, da das einzelne Internodium eine Länge von 4—11 cm erreicht. Sind 3 Zwiebeln übereinander angeordnet, so ist bald das untere, bald das obere Internodium das längere. In einem Falle fand er in den unteren Zwiebeln nur die Reste rudimentärer Blütenschäfte, in anderen Fällen waren alle Zwiebeln mit den Resten normal entwickelter Schäfte versehen. In üppiger Blüte waren auch die von Kornhuber untersuchten Pflanzen mit Doppelzwiebeln. Es kamen bei diesen auch Verzweigungen der unteren Zwiebel vor. Kornhuber hält für die Ursache der Verlängerung besonders üppiges Wachstum, welches durch feuchten, humusreichen Boden bedingt ist. Gay hingegen betrachtet die alljährliche Laubauflagerung am Boden, durch die die Zwiebel immer tiefer unter die Oberfläche gerät, als den mittelbaren Grund der Streckung. Ich glaube, daß namentlich in sehr humösen Böden auch die Tätigkeit der Zugwurzeln mit eine Rolle spielt. Gerade weiche Humusböden setzen der in die Tiefe ziehenden Kraft der Zugwurzeln einen so geringen Widerstand entgegen, daß die Zwiebel leicht zu tief geraten kann. Daß in solchen Böden auch das Wachstum der Pflanzen besonders üppig ist, kann jedenfalls nicht die unmittelbare Ursache der Streckung sein.

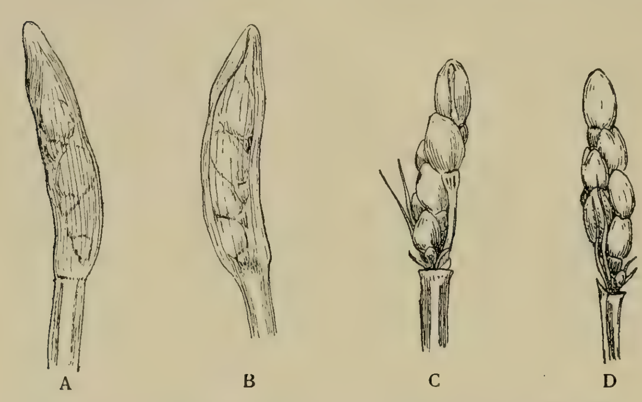


Fig. 453. *Leucoium aestivum.* Blütenstand im Oktober. A, B die beiden Seitenansichten des unversehrten Knospenstandes. C in der Richtung der Abplattung. D in der Richtung der Stengelkante betrachteter Knospenstand nach Entfernen der Scheide. (Original B.)

Stengel und Laubblätter. Der Trieb beginnt schon frühzeitig im Herbst, oft treten sogar schon im Oktober die Triebspitzen über dem Boden hervor. Der Blütenstand ist um diese Zeit schon fertig entwickelt in der Zwiebel verborgen, die Blattspreiten sind schon bis weit in die Zwiebel hinab ergrünt. Auch das erste, eventuell auch das zweite Blatt des nächsten Triebes — oberhalb des Blütenstengels — ist häufig schon weitgehend entwickelt und grünlichgelb gefärbt. Es alterniert mit dem Tragblatt des Blütenschaftes und wendet diesem seine Scheide zu, wodurch die axilläre Lage des Blütenstengels deutlich erkennbar ist. In diesem Zustand überwintert die Zwiebel und erst im Frühjahr setzt das Streckungswachstum wieder ein. In der Zwiebel sind stets mehrere Jahrgänge von Blattscheiden vereinigt. Nebenzwiebeln können gebildet werden, treten jedoch auch hier nicht regelmäßig auf (Fig. 453).

Die Laubblätter sind 8—12 mm breit, gleich lang oder sogar länger als der 35—60 cm hohe Stengel. Sie sind breit lineal und stumpf. Anfänglich aufrecht, sinken sie später teilweise infolge ihres eigenen Gewichtes zu Boden. Im Bau entsprechen sie denen von *L. vernum*.

Blütenstand. Der Schaft ist scharf zweischneidig, unten etwa 1 cm breit. Er trägt ein bis 5 cm langes, lanzettliches Hochblatt, welches, wie der Schaft, zweischneidig abgeplattet und durch Verwachsung zweier Hüllblätter entstanden ist, die in einer zur Richtung der Laubblätter senkrechten Ebene inseriert sind. Die Kiele dieses Hochblattes sind aber nicht so scharf vom häutigen Teil abgesetzt, wie bei *L. vernum* und *Galanthus*. Durch Verzweigung aus den Hüllblattachseln entsteht der (2—)3—5(—7)-blütige scheindoldige Blütenstand, der nach Rüter (69) eine Doppelschraubel ist. Jede der beiden Schraubeln steht vor einem der beiden Kiele. In der Jugend sind die Knospen vollständig in die Spatha eingeschlossen, die durch ihre kräftige, abgerundete, aber flache Spitze den Blütenstand beim Durchdringen des Bodens schützt. Die Knospen liegen infolge der verschiedenen Länge der Blütenstiele in der Spatha schräg übereinander, so, daß sie in der Richtung der Stengelkante betrachtet, eine Zickzacklinie bilden, deren oberste und unterste Knospe ungefähr in der Mittellinie liegt. Alle Knospen sind nach einer Seite gewendet, sodaß der von der Spatha umschlossene junge Knospenstand meist etwas säbelförmig gekrümmt erscheint. Die Seite der Spatha, an der später die Zerreißung der Hülle erfolgt, ist schon frühzeitig zu erkennen, indem die eine Seite der Hülle kräftiger und auch mehr oder minder grün gefärbt, die andere aber sehr zarthäutig ist, und mitunter eine unvollständige Verwachsung zeigt. Ist der Schaft einmal über dem Boden zutage getreten, so erfolgt eine allmähliche Vergrößerung der Spatha, die bis dahin den Schaft an Breite kaum übertroffen hat. Je nach der Lage im April oder Mai hat der Knospenstand seine volle Größe erreicht und die Hülle wird durch den Druck der heranwachsenden Knospen gesprengt. Die älteste, oberste Knospe fällt zuerst aus der Hülle und reißt dabei gewöhnlich die unterste, jüngste, die gerade vor ihrem Stiel liegt, mit heraus. Dann erst folgen in der Reihenfolge ihres Alters die übrigen Knospen. Die dreikantigen, verschieden langen Stiele krümmen sich sogleich nach dem Freiwerden nach unten und verlängern sich dabei, so daß die bis dahin aufrechten Knospen nickend werden, bevor die Blüte sich öffnet. Die Vorblätter der Blüten sind fadenförmig und weiß und bleiben häufig unentwickelt. Zuerst erblüht die oberste Knospe, während die nächste unter weiterer Verlängerung ihres Stieles die Blühreife erlangt, was meist eben der Fall ist, wenn die erste Blüte verblüht ist. Ebenso folgt die nächste usf., so daß gewöhnlich nur eine Blüte des Blütenstandes offen ist; die zugleich mit der obersten Knospe aus der Hülle getretene unterste ist die letzte. Auf diese Weise wird eine Befruchtung mit Pollen desselben Blütenstandes fast unmöglich gemacht. Mehr als höchstens 2 Blüten sind selten zugleich in voller Blüte (Fig. 454, 455).

Morphologie der Blüten. Die weißen Blüten sind kleiner als die von *L. vernum*, sonst aber im wesentlichen von derselben Einrichtung (Fig. 456). Kirchner (Mskr.) fand sie schwach proterogynisch. Die Blütenhüllblätter sind untereinander gleich, 14—17 mm lang, 8—9 mm breit, an der Spitze nach außen gebogen und neigen sich zu einem Glöckchen mit 16—20 mm weitem Eingang zusammen. Ihre Innenseite wird von wässerigen Längsstreifen durchzogen; innen wie außen tragen sie dicht vor der Spitze einen gelbgrünen Fleck. Die 9 mm langen Staubblätter sind auseinandergespreizt und haben dünne, weiße Filamente und $4\frac{1}{2}$ mm lange, goldgelbe Antheren. Diese springen zwar, wie bei *L. vernum*, mit je zwei Löchern an der Spitze auf, die Löcher erweitern sich aber sehr bald zu Spalten, die bis gegen den Grund der Antherenwand vordringen und das Herausfallen des Blütenstaubes erleichtern müssen. Dieser ist nach Lidforß (112) sehr empfindlich gegen Nässe. Der weiße Griffel ist 10 mm lang, nach oben viel weniger verdickt als bei *L. vernum*, und trägt direkt unterhalb der mit einer kleinen, weißen Narbe versehenen Spitze einen grünen, rings um ihn laufenden Fleck. Die Narbenspitze überragt die Antheren um 3 mm. Die geringe Nektarabscheidung erfolgt wie bei *L. vernum* unter der verdickten Stelle des Griffels. Knuth vermutet auf Grund einer Re-

aktion mit Fehling'scher Lösung und o-Nitrophenynpropiosäure auch eine solche an der Innenseite der Blütenhüllblätter, unterhalb des grünen Fleckes.

Blütenbiologie. Als Besucher wurden Honigbienen und, pollensammelnd, die Apide *Anthophora pilipes*, endlich von Loew im Botanischen Garten zu Berlin *Podalirius acervorum* L. festgestellt. Knuth (**102**) gibt auch die Möglichkeit spontaner Selbstbestäubung infolge Schließens der Blüten an, doch konnte ich eine derartige Schließbewegung nicht feststellen und fand, daß vom Insektenbesuch abgesperrte Blüten niemals eine Frucht ansetzten, sondern nach der Blütezeit samt dem Fruchtknoten abfallen.



Fig. 454. Blütenstand von *Leucoium aestivum*. (Original B.)

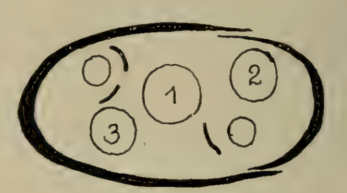


Fig. 455. Diagramm eines 5-blütigen Blütenstandes von *Leucoium aestivum*. 1, 2, 3 Aufblühfolge (nach Irmisch).

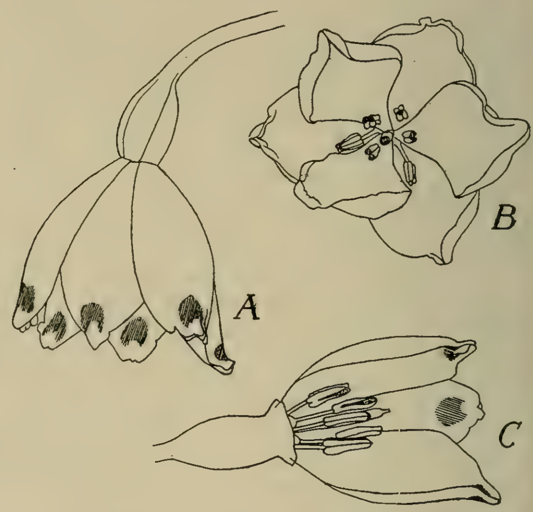


Fig. 456. Blüte von *Leucoium aestivum*. A Seitenansicht in normaler Lage, B Ansicht von unten, C nach Entfernung der drei vorderen Perigonabschnitte. (Original K.)

Fig. 457. *Leucoium aestivum*. A reife Kapsel, B Samen, C Längsschnitt durch einen eben ausgereiften Samen, dessen Samenschale noch festsitzt und den Verlauf des Gefäßbündels erkennen läßt. (B Original B.; A und C nach Irmisch.)

Frucht und Same (Fig. 457). Die bis 15 mm dicke Frucht ist von gleicher Beschaffenheit wie bei *L. vernum*, jedoch fast kugelig. Die etwa 5 mm großen Samen sind glänzend schwarz und fast kugelig. Einen fleischigen Anhang, wie der Samen von *Galanthus* und *L. vernum*, besitzen sie nicht. Nach zwei Seiten zeigen sie eine leichte Abplattung zu einer stumpfen Kante (Fig. 457, B, C), die namentlich dann deutlich erkennbar wird, wenn man die zarte, wie aufgeblasen abstehende Samenschale entfernt, so daß das ungefähr eiförmige, harte Endosperm frei liegt. Der Embryo

zeigt schon einen hohen Grad der Ausbildung; der obere Teil des Kotyledo, der der Lamina entspricht, ist dick keulenförmig und fleischig. Der untere Teil des Embryo ist zurückgebogen und zeigt deutlich die bald breitere, bald schmälere Scheidenspalte, in der die Knospe schon ziemlich deutlich ausgebildet ist. Das Radikularende ist wabenförmig und läßt deutlich eine Wurzelhaube erkennen. Eine Koleorrhiza fehlt. Irmisch (41) fand einmal aus einem Samenkorn zwei Keimlinge hervorbrechen. Die Samenreife erfolgt Ende Juli.

Da die Samen kein fleischiges Anhängsel besitzen, findet keine Verschleppung derselben durch Ameisen statt. Bis zu einem gewissen Grade dürfte jedoch eine Weiterverbreitung dadurch erfolgen, daß der Schaft schon vor der Samenreife infolge des Gewichtes der heranwachsenden Kapseln umsinkt, so daß die Samenkapseln in einem Umkreis um die Stammpflanze von oft mehr als ½ m am Boden liegen, wenn die Samen frei werden. Mit dieser Ausreifung am nassen Erdboden dürfte es auch in Zusammenzuhang zu bringen sein, daß die *Leucoium*-Kapsel sich nicht bei Trockenheit, sondern nur bei Nässe zu öffnen imstande ist.

3. Gattung: **Sternbergia W. K. — Gewitterblume.**

5. Sternbergia lutea (L.) Ker. Gelbe Gewitterblume.

Verbreitung und Standorte. Die vorwiegend ostmediterrane Gattung *Sternbergia*, die mit *St. colchiciflora* W. et Kit. noch bis in die pontische Steppe Ungarns vordringt, erreicht unser Gebiet nur mit einigen Standorten der gelben Gewitterblume, *St. lutea* (L.) Ker. im ehemalig österreichischen Küstenlande. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Spanien und Algerien über Südfrankreich, die Iberische Halbinsel, Italien, den Balkan samt seinen Inseln und N.-W.-Kleinasien bis Syrien und Persien[1]). In Italien bewohnt sie nach Arcangeli[2]) die ganze Halbinsel, namentlich Mittelitalien, ferner Sizilien und Sardinien. Von der Apenninenhalbinsel dringen einzelne Vorposten nach Istrien, wo sie an geschützten Grasplätzen bei Sezzo nächst Pirano, bei Rovigno, Altura, früher auch bei Pola vorkommt, und weiter bis Buccari in Kroatien vor. Diese Standorte, sowie das Vorkommen auf Lussin und Cherso stellen die Verbindung mit dem Verbreitungsgebiet Dalmatiens und der Herzegowina, und über Montenegro nach dem Balkan her. Erwähnenswert ist auch das Vorkommen bei Garda in der Provinz Verona.

Als echtes Kind des östlichen Mittelmeergebietes liebt die Gewitterblume trockene, heiße Standorte. Wenn sie nach Arcangeli auch auf Macchien und „Wiesen" wächst, so muß man sich vor Augen halten, daß es sich um Trockenwiesen handelt, da Wiesen in unserem Sinne in Mittelitalien nicht vorkommen. Ihr bester Standort ist jedoch die mediterrane Steinflur und Felsentrift, wo sie nach Adamovič[3]) mit *Scilla autumnalis*, *Colchicum Viviani* und *Kochii*, mit Kolonien von *Inula viscosa* und *Seseli Tommasinii*, zwischen großen Beständen von *Satureia*- und *Micromeria*-Arten auftritt. Dementsprechend findet man sie auch an und auf Mauern. Seltener tritt sie auf Feldern und in den mediterranen Wäldern auf[4]).

Keimung. Über die Keimung der *St. lutea* wurde noch nichts publiziert. Irmisch (41) bildet einen Keimling ab, den er mitten unter den Zwiebeln von *St. colchiciflora* fand und der, wie er annimmt, wohl dieser Art angehörte. Dieser Keimling glich vollkommen denen von *Galanthus* oder *Leucoium*. Die nahe Verwandtschaft von *St. colchiciflora* und *St. lutea*, sowie auch die Ähnlichkeit im Baue der Zwiebel von *Sternbergia* und *Galanthus* bezw. *Leucoium*, läßt wohl den Schluß

[1]) Baker 6, S. 29.
[2]) Arcangeli 3, S. 146.
[3]) Adamovič, Die Pflanzenwelt d. Adrialänder (1929), S. 73.
[4]) Ascherson u. Graebner, Synopsis d. mitteleurop. Fl., III., 361.

zu, daß auch der Keimling der *Sternbergia lutea* dem der vorbesprochenen Gattungen in allen wesentlichen Punkten gleichen müsse.

Bau der Zwiebel. Irmisch untersuchte auch den Bau der Zwiebeln (Fig. 458, 459) beider *Sternbergia*-Arten, besonders gründlich allerdings den der *St. colchiciflora*. Die Zwiebel der gelben Gewitterblume ist eiförmig bis kugelig-eiförmig und erreicht einen Durchmesser von 5 cm. In der Region der noch frischen Zwiebelschalen entspringt ein Kranz zahlreicher, langer und ziemlich fleischiger, unverzweigter Wurzeln, die flaumig von zarten Wurzelhaaren bekleidet sind. Die äußerste Hülle der Zwiebel bilden mehrere schwarzbraune, mattglänzende Schalenreste. Unter diesen befindet sich eine Zone von etwa 5—8 noch frischen, dicken Zwiebelschalen, deren Oberrand bereits abgestorben ist und, von diesen eingehüllt, die Teile des eben vegetierenden Triebes. Dieser besteht, von außen gezählt, erstens aus einem rings geschlossenen, scheidenförmigen Niederblatt, welches im allgemeinen ziemlich dünnhäutig, nur von grünen Adern netzartig durchzogen, auf seiner Rückseite aber stärker wird und oft in einen kurzen, grünlichen Laminaansatz ausläuft (Fig. 460).



Fig. 458. *Sternbergia lutea*, Zwiebel (nach Irmisch).

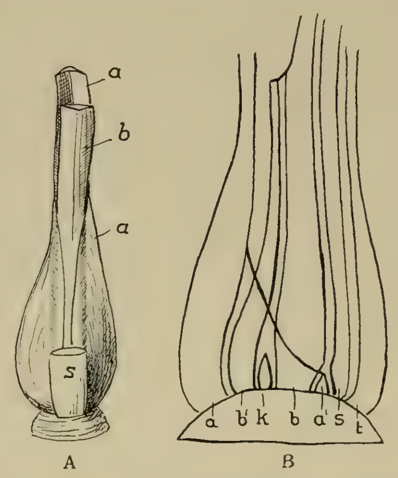


Fig. 459. Der innerste Teil der Zwiebel von *Sternbergia lutea*. A Ansicht von der Seite des Blütenschaftes, s der abgeschnittene Schaft, a—b die auf den Schaft folgenden Blätter. Die Scheide von a ist bis auf eine dünne Leiste an der Basis offen und zeigt zwei durch den Druck des Schaftes entstandene Kanten. Das Tragblatt des Schaftes ist entfernt. B Schema zu A, k Terminalknospe, t Tragblatt des Schaftes (s), übrige Bezeichnung wie in A. (Original B.)

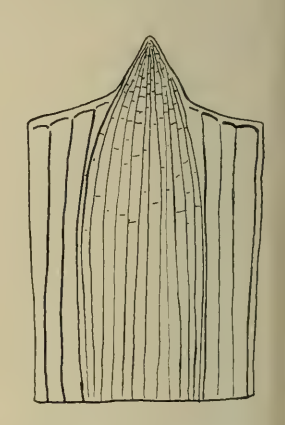


Fig. 460. *Sternbergia lutea*. Die aufgeschnittene und flachgelegte Spitze des Scheidenblattes. (Original B.)

Hierauf folgen in ½-Stellung 3—4 Laubblätter, von denen die 2(—3) äußeren eine rings geschlossene, ca. 1,5—5 cm hohe Scheide besitzen, während das oberste scheidenlos ist und nur mit seinen unteren Seitenrändern ein wenig um den Blütenstengel und den Terminalsproß greift. Es ist also das Mutterblatt des axillären Blütenschaftes. Dies zeigt sich besonders deutlich dadurch, daß regelmäßig — von Ausnahmen abgesehen — auch das erste Blatt des Terminalsprosses oberhalb des Schaftes schon zur Entwicklung gelangt ist, und dem Schaft, also auch dessen

Tragblatt, die geschlossene Scheide zukehrt. Innerhalb der Scheide dieses zum nächsten Trieb gehörigen Blattes findet man zur Blütezeit schon die Anlagen der Blattorgane des nächstjährigen Sprosses, deren äußerste zu einem Scheidenblatt wird. Sproßfolge und Aufbau der *Sternbergia*-Zwiebel sind also ganz die gleichen wie bei den ersten beiden Gattungen. Ein Unterschied liegt namentlich darin, daß das erste Blatt der Terminalknospe zur Blütezeit bei *Galanthus* niemals, bei *Leucoium* manchmal und bei *Sternbergia* regelmäßig ein Laubblatt ist, welches schon mit der vorherigen Generation zugleich zur Entwicklung kommt. Starke, aber noch nicht blühfähige Zwiebeln zeigen, abgesehen von den trockenen Außenhäuten, 3—5 geschlossene Scheiden, deren Lamina schon abgefallen ist, dann ein frisches Scheidenblatt und 2—3 Laubblätter mit geschlossenen Scheiden. Von Nebenzwiebeln berichtet Irmisch bei *St. lutea* nichts, bildet jedoch eine Zwiebel mit Nebensproß ab und bemerkt zu *St. colchiciflora*, daß bei dieser Art mitunter, aber nicht regelmäßig, solche ausgebildet werden. Im Botanischen Garten der Universität Graz konnte ich jedoch eine vegetative Vermehrung auch bei *St. lutea* feststellen, die deutlich eine Gruppenbildung zur Folge hatte; selbst nicht blühfähige Zwiebeln hatten oft eine Nebenzwiebel.

Die Laubblätter, die eine Länge von 30 cm erreichen können und gewöhnlich 0.5 bis über 1 cm breit werden, sind glänzend dunkelgrün. Sie sind breit-lineal mit stumpfem Ende, dabei aber sichelartig bogig nach rechts gewendet. Durch diese Abweichung von der Mediane geht die ½-Stellung der Blätter an der erwachsenen Pflanze scheinbar verloren, da diese nur knapp über dem Erdboden dicht übereinander liegen, weiter oben jedoch durch die verschieden starke Seitwärtskrümmung sich fächerartig auseinander breiten, so daß sie einander nicht beschatten. Die Lamina ist etwas rinnenförmig aufwärtsgebogen und besitzt zur Verstärkung auf der Dorsalseite 2 schwach ausgeprägte Kiele, die zu beiden Seiten der Mittellinie in deren Nähe verlaufen. Der Blattrand ist von großen, stark vorgewölbten, dickwandigen Epidermiszellen, welche besonders stark kutinisierte Außenwände besitzen, rauh bis gezähnelt. Beiderseits eine, manchmal auch mehrere derartiger Zahnleisten stehen auch in nächster Nähe des Blattrandes auf der Oberseite des Blattes. Die übrigen Zellen der Epidermis sind klein mit außerordentlich dicker Außenwand und einer kräftigen Kutikula. Sie werden auf der Ober- wie Unterseite von zahlreichen, ziemlich regelmäßig verteilten Spaltöffnungen unterbrochen. Der Epidermis der Oberseite liegt ein wohlausgebildetes, einschichtiges Palisadenparenchym, dem der Unterseite ein Schwammparenchym an. Der Raum dazwischen wird traversenartig von den Gefäßbündeln durchzogen, zwischen denen sich große Hohlräume befinden. Abgeschnittene Blätter geben an der Wundstelle wohl einen Schleim ab, einen Raphidenapparat, wie bei *Galanthus* und *Leucoium*, konnte ich jedoch nicht feststellen. Menz (52) hingegen fand einen wohl entwickelten Raphidenapparat, so daß mir die Kristallnadeln nur fallweise zu fehlen scheinen (B.) (Fig. 461).

Blütenschaft. Den Blättern im Baue ähnlich ist der oval abgeplattete Blütenschaft, der eine größere Anzahl versteifter Kanten, die dem Blattrand gleichen, besitzt. Er besitzt keinen zentralen Hohlraum, doch wird er zwischen den Gefäßbündeln von großen Luftgängen der Länge nach durchzogen. Der Schaft ist im allgemeinen kurz, doch unterliegt seine Länge ziemlichen Schwankungen. Nach Ascherson-Graebner[1]) überragt er die verlängerten Zwiebelhäute meist bis zu 5 cm, seltener erheblich mehr; Pospichal[2]) gibt 1—2 dm — offenbar Gesamtlänge — an, Lehmann[3]) beschreibt ihn als bis 20 cm lang, und Silva-Tarouca-

[1]) Ascherson u. Graebner, Synopsis d. mitteleur. Fl., III., S. 361.

[2]) Pospichal, Fl. d. österr. Küstenlandes, S. 263.

[3]) Lehmann, Unsere Gartenzierpflanzen, S. 154.

Schneider[1]) schreiben von 5 ,5 cm hohen Blüten", allerdings bei einer Tieflage der Zwiebel von 15 cm. Im Grazer botanischen Garten beobachtete ich eine Länge über dem Boden von etwa 10—15 cm. Jedenfalls bleibt der Stengel niemals im Boden verborgen, wie dies bei *St. colchiciflora* der Fall ist. Neben dem Hauptblütenschaft steht mitunter in der gleichen Stellung, wie bei *Leucoium vernum*, ein zweiter, schwächerer Schaft.

Morphologie und Biologie der Blüten. Die zugleich mit den Blättern im Herbst erscheinenden Blüten sitzen stengellos einzeln, seltener zu zweit, am Ende des Schaftes und werden im Knospenstadium von der lanzettlichen, dünnhäutigen Spatha von 2—3.5 cm Länge eingehüllt. Diese erweist sich manchmal deutlich als aus zwei Blättern zusammengesetzt, indem das äußere, bald etwas nach rechts oder links vom Mutterblatt des Schaftes stehend, bald — wenigstens scheinbar — mit diesem alternierend, mit dem inneren Hochblatt mehr verklebt als wirklich verwachsen ist. In der Regel sind allerdings beide Hochblätter bis zur Spitze miteinander fest verwachsen[2]). Bei *St. colchiciflora* untersuchte Irmisch auch die

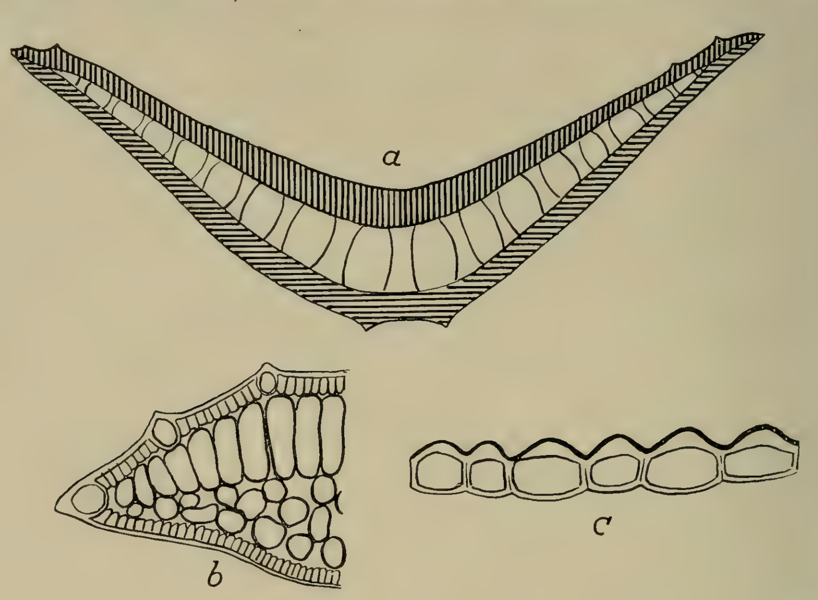


Fig. 461. Blatt von *Sternbergia lutea*. a Schematischer Querschnitt, die Palissadenschichte senkrecht, das Schwammparenchym wagrecht schraffiert. b Querschnitt durch den Blattrand. c Flächenansicht der Blattrandzellen. (Original B.)

Anlage des Blütenstandes und konnte am Vegetationspunkt deutlich beiderseits je einen ovalen Wulst als Anlage der zwei Spathablätter erkennen. Die erwachsene Spatha ist an ihrer den Fruchtknoten einhüllenden Basis bauchig, darüber eingeschnürt. Sie reißt auf der Innenseite des eilanzettlichen, konkaven Zipfels auf, läßt so die Knospe hervortreten, und umgibt diese, wie auch noch die offene Blüte, noch bis zur Mitte des Perigons. Erst nach der Blütezeit verwelkt und verschwindet auch sie.

Der Fruchtknoten ist, wie der Schaft, dem er direkt aufsitzt, etwas flachgedrückt ellipsoidisch, dunkelgrün, etwa 10 mm lang, 7 mm breit und 4 mm dick. Jedes seiner drei Fächer besitzt zwei Reihen von Samenanlagen, deren Raphe

[1]) Silva-Tarouca u. Schneider, Unsere Freilandstauden, 3. Aufl., S. 365.

[2]) Irmisch l. c.

sehr stark entwickelt ist. In den Septen des Fruchtknotens befinden sich die drei Nektarien, welche sich am oberen Ende desselben mit deutlichen Poren öffnen. Auf dem Fruchtknoten erhebt sich die goldgelbe Blumenkrone, deren 6 Blätter am Grunde zu einer 5—8 mm langen trichtigeren Röhre verwachsen sind. Ihre Abschnitte öffnen sich trichterförmig, ähnlich einem *Crocus*. Sie sind von goldgelber Farbe und länglichem Umriß, die äußeren etwas länger als die inneren. Während des Blühens wachsen sie ein wenig in die Breite, jedoch um ein bedeutendes Stück in die Länge, und zwar die inneren stärker als die äußeren. Kirchner (Mskr.) fand z. B. an jüngeren Blüten die äußeren Perigonzipfel 35 mm lang und 14 mm breit, die inneren 28 mm lang und 9 mm breit, in alten Blüten aber die äußeren 47 mm lang und 15 mm breit, die inneren 44 mm lang und 12 mm breit. Wie bei *Galanthus* ist die Ursache des Wachstums eine Schließbewegung der Blüte, die sich bei trübem, regnerischem Wetter und regelmäßig am Abend wiederholt, wodurch die Bestäubungsorgane geschützt werden. Die tägliche Schließbewegung und das Öffnen erfolgt bei schönem Wetter zu sehr regelmäßigen Zeiten; im botanischen Garten zu Innsbruck (47° n. Br.), wo die Pflanze im Oktober blüht, erfolgt das Öffnen um 11—12 Uhr vormittags, das Schließen um 5—6 Uhr nachmittags (Kerner **96**). Die Staubblätter sind dem Schlunde der Perigonblätter eingefügt, ungleich lang. Die langen, gelben Filamente krümmen sich am Grunde bis zur Berührung mit dem Griffel nach innen und dann erst wieder nach außen, so daß zwischen ihnen 6 enge Zugänge zum Blütengrund gebildet werden, der mit dem von den drei Septalnektarien ausgeschiedenen Nektar angefüllt ist. Die gelben Antheren springen an der nach innen gewendeten Seite auf, die inneren früher als die äußeren. Sie sind am Filament versatil befestigt und wenden ihre, mit dem gelben Blütenstaub bedeckte Seite nach innen. Daß sich die aufgesprungenen Seiten alle nach derselben Richtung drehen, wie Vaucher (**187**) angibt, wird von Kirchner (Mskr.) bestritten.



Fig. 462. *Sternbergia lutea.* Habitus (Original B.)

Der fadenförmige Griffel trägt an der Spitze eine kleine, dreieckige Narbe, die anfänglich oberhalb aller Antheren steht, am Ende der Anthese aber in die Höhe der längeren Antheren kommt. Denn wie die Blütenhülle, so wachsen auch die Geschlechtsorgane während der Blütezeit in die Länge, und zwar die Staubblätter stärker als der Griffel. So waren bei jungen Blüten, vom Blütengrund aus gemessen, die äußeren Staubblätter 18 mm, die inneren 27 mm und der Griffel 32 mm lang, in alten Blüten die äußeren Staubblätter 25 mm, die inneren 35 mm und der Griffel ebenfalls 35 mm lang. In alten Blüten können daher die Antheren der längeren Staubblätter beim Schließen der Blüte mit der Narbe in Berührung kommen und spontane Autogamie herbeiführen. In jungen Blüten ist hingegen bei eintretendem Insektenbesuche durch die vorgestreckte Stellung der Narbe, sowie durch schwache Proterogynie Fremdbestäubung bevorzugt. Über Insektenbesuch ist allerdings nichts bekannt. Fritsch (27) beobachtete im botanischen Garten in Triest an kultivierten Exemplaren winzige Dipteren und kleine Zikaden in der Blüte, die jedoch wegen ihrer geringen Größe als Bestäuber nicht in Frage kommen. Nach

Größe und Bau der Blüte, die jener von *Colchicum* entspricht, vermutet er, wie es bei *Colchicum* erwiesen wurde, Hummeln als die regelmäßigen Bestäuber[1]) (Fig. 463).

Frucht und Same. Nach der Blütezeit fällt die Blumenkrone und der Griffel bald ab und auch das Hochblatt verschrumpft. Die Frucht, die über den Winter ausreift, ist eine grüne, verkehrt-eiförmige bis fast kugelige, am Scheitel vertiefte Kapsel von breiiger, fast beerenartiger Beschaffenheit[2]). Wie die Samen freiwerden, ließ sich für diese Art nicht ermitteln. Für *H. colchiciflora* bestreitet Irmisch[3]) entschieden die Ansicht, daß die Kapsel nicht aufspringe. Er fand, daß sie bei dieser sich in der Mitte ihrer Außenwandung durch einen Längsspalt öffne, durch welchen die Körner, anfangs etwas zusammenhaftend, sich hervordrängen und herausfallen, indem die Wandungen der Kapsel zusammenschrumpfen. Sie verhält sich demnach so wie die von *Leucoium*. Die Samen sind kugelig, schwarz glänzend.

4. Gattung: **Narcissus L. — Narzisse.**

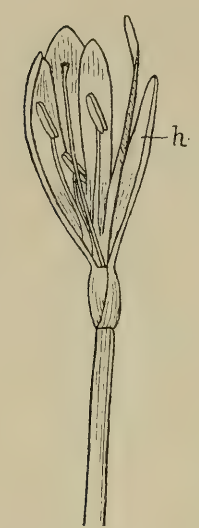


Fig. 463. *Sternbergia lutea*. Blüte. Die vorderen $2^1/_2$ Perigonzipfel mit zwei kurzen und einem langen Staubblatt, sowie die Hälfte des Hüllblattes (h) wurden weggeschnitten. (Original K.)

Die Gattung *Narcissus* L. gehört dem westlichen mediterranen Gebiete an und dringt nur mit einer kleinen Anzahl von Arten bis Mitteleuropa vor. Von diesen sind wieder die meisten auf den äußersten Süden und Südwesten des Gebietes beschränkt, wohin sie von dem großen Narzissengebiet des südlichen Frankreich und Spaniens oder von Norditalien her eindringen, sofern sie nicht, was häufig der Fall ist, als Gartenflüchtlinge in einzelnen Gegenden sich eingebürgert haben. Nur in *N. angustifolius* Curt. (= *radiiflorus Salisb.*), der als Unterart von *N. poeticus* L. aufgefaßt werden kann, besitzen wir eine verhältnismäßig häufige, weit in das mitteleuropäische Gebiet eingedrungene Art.

Die Gattung ist charakterisiert durch das Vorhandensein einer, die lange Blumenkronröhre gewissermaßen fortsetzenden, ganzrandigen, mehr oder weniger langen Nebenkrone oder Parakorolle. Diese wird als ein verwachsenes Stipulargebilde aufgefaßt, welches entweder den Blütenhüllblättern oder den Staubblättern zugehört. Über die Zugehörigkeit gehen die Ansichten der Morphologen auseinander. Velenovsky (78) stützt sich auf Pax, der die Nebenkrone als ein den Staubblättern zugehöriges Stipulargebilde betrachtet. Er kommt zu dieser Ansicht durch das Studium der verwandten Gattungen (wie *Hymenocallis*), bei denen die Staubfäden eine Fortsetzung der Nebenkrone darstellen. Velenovsky zitiert auch die


Fig. 464. Samenanlage von *Sternbergia lutea* (nach Irmisch).

[1]) Die von Kerner (**96**, II., S. 334) gegebene Schilderung der Blüteneinrichtung, die auch Knuth (**102**, II. 2, S. 476) wiederholt, wurde nicht berücksichtigt, weil in ihr offenbare Versehen enthalten sind. Denn es werden der *Sternbergia*-Blüte 3 Griffel und auswärts gewendete Antheren zugeschrieben. Auch die Kernerschen Manuskripte, die im übrigen die außerordentliche Sorgfalt und Genauigkeit der im „Pflanzenleben", niedergelegten Beobachtungen bezeugen, geben keine Anhaltspunkte für das Zustandekommen dieses Irrtums. — Hansgirg **63**; Hansgirg, Pflanzenbiolog. Untersuchungen, Wien 1904.

[2]) Pospichal, l. c.

[3]) Irmisch l. c., S. 33—34.

Beobachtungen Čelakovskys[1]) an gefüllten Gartenformen von *N. pseudonarcissus* zum Beweis seiner Ansicht. An diesen stehen hinter den 6 Perigonblättern stets 5 freie Parakorollblätter und hinter diesen wieder 6 alternierende Perigonblätter. Er schließt daraus, daß die Parakorollarblättchen den Staubblättern mit 2 Stipeln entsprechen. Glück (31), der auch die Blattscheide (bei *N. pseudonarcissus*) als geschlossene Stipula adnata betrachtet, faßt die Parakorolle gleichfalls als Stipula auf, und erklärt ihre Entstehung aus dem Verhalten solcher Amaryllidaceen, deren Nebenkrone in 6, eventuell 3 Lappen, resp. in 12 Zähne ausgeht, durch Verschmelzung von 6 mal 2 Nebenblättern, deren je 2 einem Perigonblatt zukommen. Der der Laubblattstipel (der Blattscheide) homologe Teil der Perigonblätter soll in der Perigonröhre enthalten sein, die sich aus der Basis von 6 Perigonblättern und aus der Basis von 6 mal 2 zugehörigen Stipeln zusammensetzt. Der sechste Teil der Parakorolle soll einer Ligula entsprechen, die bei den Laubblättern an der Grenze von Spreite und Stipel (also an der Scheidenmündung) sitzen sollte, aber nicht erhalten ist. Mir erscheint diese Aufteilung der Parakorolle auf Stipeln und Ligula etwas gezwungen. Ich möchte mich darum eher der Auffassung Moreaus (54) anschließen, der die Nebenkrone einfach durch Verschmelzung der Ligulen der Perigonblätter erklärt. Diese Ligulae fehlen den Staubblättern und Carpiden, werden jedoch bezeichnenderweise auch von diesen ausgebildet, wenn sie sich zu petaloïden Stücken entwickeln. Die Insertion der Staubblätter am Rande der Nebenkrone bei *Hymenocallis* und *Pancratium* könnte nämlich auch als eine sekundäre Verwachsung der Filamente mit der Parakorolle erklärt werden, da diese ja auch bei *Narcissus* verschieden hoch mit der Perigonröhre verwachsen sind. Es wäre also nur zu ermitteln, ob *Narcissus* oder *Hymenocallis* und *Pancratium* als die ursprünglichere Form zu betrachten wäre.

Auf Grund der Ornithophilie von *Pancratium* (Porsch, 64. II) wäre wohl anzunehmen, daß diese Gattung höher organisiert, also ein weiter abgeleiteter Typus sei.

Von der Keimung berichtet nur Irmisch (41, S. 23) kurz über den Keimling von *N. gracilis* Sabine, daß dieser ganz, wie bei *Leucoium*, gebaut sei. Das Keimblatt, dessen Ende im Endosperm des Samens stecken bleibt, besitzt eine hohe, weiße Scheide, aus der das fast stielrunde erste Laubblatt hervorwächst. Nach der Aussaat im August erfolgte die Keimung schon Ende Oktober bis Anfang November. Er zweifelt nicht, daß auch die Erstarkungszustände denen der vorbesprochenen Gattungen vollkommen analog sind.

Das Wurzelwerk der erwachsenen Pflanze wurde von Draheim (17, S. 430) bei *N. poeticus* und *N. pseudonarcissus* untersucht[2]). Er fand schräg nach abwärts gerichtete Zugwurzeln, die bei *N. pseudonarcissus* etwas von der Spitze entfernt reichlich Wurzelhaare trugen, und haarlose, mehr horizontal verlaufende Nährwurzeln, die sich jedoch nicht scharf von den Zugwurzeln unterscheiden. Häufig sind Wurzelpilze vorhanden. Die Schräglage der kontraktilen Wurzeln bewirkt, daß die reichlich gebildeten Nebenzwiebeln auseinandergezogen werden, sobald die gemeinsamen Hüllen der Mutterzwiebel sie frei geben. Bei dem hohen Grad der Übereinstimmung aller Narzissenzwiebeln kann man diese Bewurzelungsart als allgemein betrachten (Fig. 465).

Die erwachsene Zwiebel verschiedener Narzissen untersuchte Irmisch (87 und 41, S. 7 ff.) Er fand bei *N. pseudonarcissus*, wie auch bei den, der Sektion *Genuini* Pax angehörenden *N. poëticus*, *N. radiiflorus* (= *angustifolius* Curt.) und *N. biflorus* vollständige Übereinstimmung mit dem Bau der Zwiebel von *Leucoium*, bei *N. Tazetta* (Sekt. *Hermione* Herb.) und namentlich den Vertretern der Sekt.

---

[1]) Čelakovsky, S. 44 ff.

[2]) Vergl. auch Lindinger 51.

Queltia Herb., *N. Jonquilla*, *N. Campanelli* und *N. odorus* komplizierteren Zwiebelbau. Stets ist jedoch, wie bei den vorher besprochenen Gattungen der Blütenschaft axillär, die Knospe terminal. Die Schuppen der Zwiebel enthalten Stärke und einen Raphidenapparat, wie *Leucoium* und *Galanthus*, der sich bis ins Rindenparenchym der Wurzeln erstreckt, stets aber eine mehr periphere Lage einnimmt[1]).

Bei den Laubblättern, deren Scheidenteil resp. Basis in die Bildung der Zwiebelschuppen eingeht, ist eine sehr eigenartige Anordnung der Gefäßbündel häufig anzutreffen. Gewöhnlich findet man eine Reihe von Hauptbündeln, die meist wie Traversen den durch Resorption von Parenchymzellen entstandenen zentralen Hohlraum in mehrere Räume teilen, und überdies sowohl auf der Blattoberseite wie auf der Unterseite je eine Reihe von kleinen Nebenbündeln. Die Nebenbündel der Blattunterseite liegen normal, d. h. mit dem Gefäßteil gegen die Oberseite gerichtet, die der Oberseite hingegen sind invers, d. h. sie richten ihren Gefäßteil nach der Unterseite des Blattes. Dieses Grundschema erleidet bei den einzelnen Arten verschiedene Abweichungen, doch findet man fast bei allen Arten die charakteristischen inversen Bündel[2]). Das Assimilationsgewebe ist häufig ein Palisadenparenchym und zwar mitunter auf beiden Blattseiten gleichmäßig ausgebildet. Auch der Schaft stimmt mit den Blättern im Bau überein, indem einesteils auch er häufig Palisadenparenchym besitzt, anderseits aber auch große, mehr zentral und kleine mehr peripher gelegene Gefäßbündel hat.

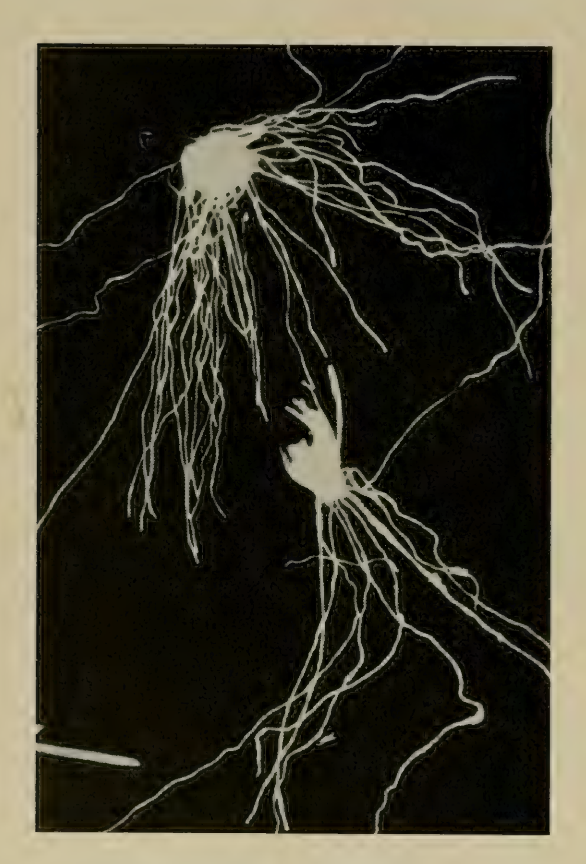


Fig. 465. Zug- und Nährwurzeln von *Narcissus* (nach Draheim).

Die heranwachsenden Laubblätter bahnen dem zwischen ihnen verborgenen Blütenschaft den Weg durch den Erdboden[3]). Der ein-, zwei oder mehrblütige Blütenstand wird von einer häutigen, an der Spitze mützenförmigen Hochblatthülle gestützt. Die Blüten sind groß und augenfällig, meist nickend, und mehr oder minder stark duftend. Die 6 Perigonabschnitte vereinigen sich, wie schon oben erwähnt, zu einer verschieden langen und weiten Perigonröhre, in deren Verlängerung die ganzrandige, gleichfalls verschieden lange und weite Nebenkrone (Parakorolle) steht. Im Innern der Perigon-

[1]) Vergl. Eberstaller 19 und Parkin 60.

[2]) Eberstaller l. c.; Arber 2.

[3]) Wettstein **210**, S. 13; Raunkiaer **154**, S. 236.

röhre entspringen in wechselnder Höhe die Staubblätter. In der Verwachsungslinie der drei Fruchtblätter des unterständigen Fruchtknotens befinden sich drei spaltenförmige Septalnektarien (vergl. 71), welche etwa in der Höhe der Anheftungsstelle der obersten Samenanlagen beginnen und zwischen den basalen Teilen des Griffels und der Perigonröhre münden. Diese Nektarien erzeugen meist große Mengen eines sehr süßen und aromatisch schmeckenden Nektars und sprengen dabei die kräftige, die Epidermiszellen bedeckende Kutikula. Der Fruchtknoten ist dreifächerig, doch tritt keine Verwachsung der Septen in der Mitte ein, sondern sie sind einander bloß bis zu inniger Berührung genähert.

Die Blütenbiologie der Gattung wurde von Loew (**118**, II, S. 84) eingehend untersucht und verglichen. Die Bestäubungseinrichtungen sind unmittelbar abhängig von der Ausbildung der Perigonröhre und der Nebenkrone. Während die Arten mit weiter, glockenförmiger Blumenkronröhre und Parakorolle den Apiden offenstehen und als hummelblütig erkannt wurden, werden diese Insekten mit zunehmender Länge und Abnahme des inneren Durchmessers der Röhre mehr und mehr ausgeschlossen und die Blüte geht in einen reinen Falterblumentypus über, der auch

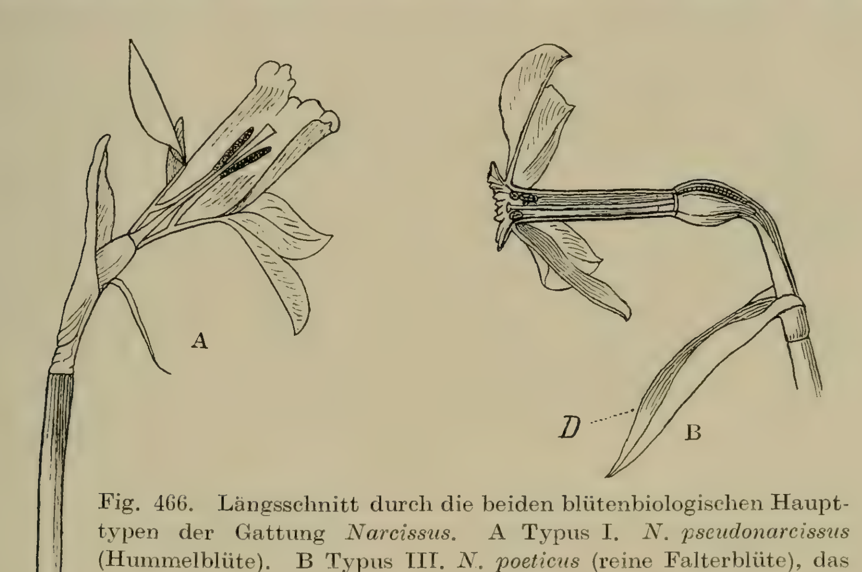


Fig. 466. Längsschnitt durch die beiden blütenbiologischen Haupttypen der Gattung *Narcissus*. A Typus I. *N. pseudonarcissus* (Hummelblüte). B Typus III. *N. poeticus* (reine Falterblüte), das Deckblatt D in B ist zurückgeschlagen. (Original Kirchner.)

noch durch eine weitere Verengung des Zuganges zum Nektar durch die Staubgefäße charakterisiert wird. Loew stellt folgende 5 Typen der Bestäubungseinrichtung auf, von denen allerdings nur 3 in der mitteleuropäischen Flora vertreten sind:

1. Typus: Hummelblütig. Die Nebenkrone ist groß und glockenförmig, die Perigonröhre am Ende trichterförmig erweitert und durch die Antheren wenig oder gar nicht verengt. *N. odorus* und *N. pseudonarcissus* (Fig. 466 a).

2. Typus: Mittelbildung zwischen Hummel- und Falterblüte. Die Nebenkrone ist becherförmig und mäßig tief, die Perigonröhre eng, aber mäßig lang. Die oberen Antheren und die Narbe ragen aus der Röhre hervor, während die drei unteren Antheren in dieser eingeschlossen sind. *N. triandrus*.

3. Typus: Falterblütig. Die Nebenkrone ist flach, schüsselförmig, am Rande gekerbt, die Perigonröhre ist lang und eng und wird durch die Antheren noch sehr verengt. *N. poeticus* (inkl. *N. angustifolius*) und *N. biflorus*. (Fig. 466 b).

4. Typus: Hummel- und falterblütig. Die Nebenkrone ist becherförmig, die Perigonröhre mäßig lang und nach oben hin etwas erweitert. Die Blüten sind klein, ihre Perigonabschnitte sind kürzer als die Röhre. *N. tazetta*, *N. polyanthus* und *N. primulinus*.

5. Typus: Ausschließlich Falterblütig. Die Nebenkrone ist flach schüsselförmig, die Perigonröhre sehr lang und sehr dünn und wird durch die Antheren am Eingang noch sehr verengt. *N. Jonquilla*.

Es liegt auf der Hand, daß je länger und enger die Perigonröhre wird, umsomehr die Apiden vom Nektargenuß, also vom Besuch ausgeschlossen werden. Dies wird bis zu einem gewissen Grad gemildert, da der reichlich produzierte Nektar oft hoch in der Perigonröhre ansteigt. Wird dann der Eingang der Blumenkronröhre noch durch die Antheren weiter verengt, so ist die Blüte ausschließlich auf Schmetterlingsbesuch angewiesen. Da jedoch die stieltellerförmige Blüte nicht aufgerichtet, sondern meist sogar nickend ist, dürfte sie meines Erachtens als Schwärmerblume angesehen werden, wie dies Knuth (**102**, II, S. 469) nur bei *N. biflorus* ausführt. Die meist weiße Blütenfarbe spricht dafür, und auch die gelb-rote Farbe der Nebenkrone mancher Arten, die offenbar ein Saftmal darstellt, kann man nicht als Gegenbeweis betrachten, wenn auch Knuth (ebenda I, S. 149) die Ansicht Sprengels (**174**, S. 16) vertritt, daß Schwärmer (Nachtfalter-) Blumen kein Saftmal besitzen. Im Gegenteil kann man solch einen dunkleren Fleck auf reinweißem Grunde in der Dämmerung sehr wohl bemerken. Ferner spricht der starke Duft der Narzissen für die Schwärmerblütigkeit und nicht zuletzt die Tatsache, daß niemals Falterbesuch tatsächlich beobachtet wurde! Tagfalter wissen mit den nickenden Narzissenblüten nichts anzufangen, da sie ihnen keine Sitzfläche bieten, die Beobachtung der nächtlichen Besucher ist hingegen sehr schwierig. Delpino (13) nimmt übrigens auch für *N. Tazetta* Dämmerungs- und Nachtfalterbesuch an.



Fig. 467. Reife Narzissenkapsel (*Narcissus biflorus*) (nach Hegi).



Fig. 468. Von der Narzissenfliege zerstörte Zwiebel, mit den Austrittlöchern der erwachsenen Made (nach Burbidge und Baker).

Soweit untersucht, sind die Blüten homogam oder etwas protogynisch. Die Griffel und Staubblattlänge variiert innerhalb der Gattung sehr stark. Die Narbe steht bald zwischen oberen und unteren Antheren, bald ist der Griffel länger, so daß er auch die oberen Antheren überragt, bald kürzer, die Narbe also unterhalb der unteren Staubbeutel. Bei manchen Arten variiert die Griffellänge, also auch die Lage der Narbe zu den Antheren. Durch eine Krümmung des Blütenstieles, die schon erfolgt, wenn die Knospe, noch sehr unentwickelt, eben die Hochblatthülle gesprengt hat, wird eine etwa horizontale oder etwas geneigte Lage der Blumenkronröhre erreicht, die die in der Röhre befindlichen Antheren sowie den Nektar vor Regen schützt. Die aus dem Schlund der Perigonröhre hervorragenden Organe werden von der Nebenkrone vor dem Regen geschützt.

In einigen Fällen wurde eine vorauseilende Entwicklung der Narbenpapillen konstatiert; diese Tatsache, wie auch die angedeutete Heterostylie mehrerer Arten macht es wahrscheinlich, daß eine Sicherungseinrichtung für Fremdbestäubung innerhalb der Gattung häufig sein dürfte. Loew hält es jedoch auch für möglich,

daß die Heterostylie nur auf einer teilweisen Reduktion des Pistills beruht, oder aber auf Kreuzung kurzgriffliger Arten mit langgriffeligen, da die Narzissen sehr zur Bildung von Hybriden neigen.

Die Frucht der Narzissen (Fig. 467) ist eine fachspaltige Kapsel mit längs- und querverlaufender Nervatur der Fruchtklappen. Die zahlreichen, in jedem Fach in zwei zentralwinkelständigen Reihen angeordneten Samen, sind fast kugelig und haben eine schwarze, runzelige Schale.

Die Narzissen, namentlich die empfindlicheren Arten, werden besonders in heißen, trockenen Jahren oft von einem Parasiten, der Narzissenfliege (*Criarhina Narcissii*) heimgesucht, deren Larve in der Zwiebel lebt und diese zerstört. Die Eier werden wahrscheinlich nahe der Blattbasis abgelegt. Die Larve bohrt große Gänge durch die Zwiebel, sodaß die Pflanze zugrunde gehen muß. Ende November bohrt sich die Made aus der Zwiebel, in die Nähe der Wurzel, wo sie sich verpuppt. Die Fliege schlüpft im nächsten Frühjahr aus (Fig. 468).

6. Narcissus pseudonarcissus L. — Gelbe Narzisse, Märzenbecher (Sect. Ajax Haw.)

Verbreitung und Standorte. *N. pseudonarcissus* L. ist eine ausgesprochen westeuropäische Art. Im Westen besitzt sie ein ziemlich zusammenhängendes Areal, welches sich von der Iberischen Halbinsel über ganz Frankreich und England ins belgische Bergland erstreckt. Auch in Italien ist sie heimisch. Das italienische Verbreitungsgebiet verbindet sich in den Seealpen mit dem westeuropäischen. Von den Seealpen zieht sich die Ostgrenze ziemlich genau nach Norden, sodaß die Westschweiz noch im Areal liegt. Im übrigen Westen Mitteleuropas sind nur die rheinischen Gebiete noch Heimat der gelben Narzisse. Sie kommt z. B. in Baden bei Mühlheim, Baden-Baden und an anderen Orten vor, dann im Elsaß, wo sie in den Hochvogesen des Oberelsaß nach Kirschleger bis ca. 1200 m emporsteigt. Ferner kommt sie in Niederhessen vor und weiter nördlich in der Eifel, z. B. bei Montjoie und Malmedy, im Hochwald bei Birkenfeld und andern Orten, und endlich im Hunsrück bei Simmern. Für Württemberg wird die gelbe Narzisse nur als verwildert angegeben[1]). Dies erscheint mir jedoch darum unwahrscheinlich, weil sie in Bayern ein ausgedehntes, zumindest südlich der Donau höchstwahrscheinlich spontanes Verbreitungsgebiet besitzt, welches, wenn man das Vorkommen in Württemberg als Verwilderung betrachtet, ohne Zusammenhang mit dem großen, westlichen Hauptareal stünde; anderseits ist der nördlich des Bodensees, zwischen dem südbayerischen und rheinischen Areal liegende Teil Württembergs so schmal, daß eine Lücke an dieser Stelle nicht ins Gewicht fallen, aber auch nicht wahrscheinlich sein kann. In der bayerischen Hochebene ist *N. pseudonarcissus* ziemlich verbreitet und erreicht von hier aus in ziemlich zusammenhängendem Areal auch noch den Bayerischen Wald, ohne auf den parallel streichenden Böhmerwald überzugreifen. Ebenso erreicht er Passau, kommt aber nicht nach Österreich. Nördlich der Donau ist er seltener, kommt aber doch noch an mehreren Punkten vor. Hier könnte man eher von Verwilderung sprechen, obwohl auch hier der Zusammenhang nicht verloren geht. Sicher auf Verwilderung und Einbürgerung ist der Standort an der Barthe bei Franzburg in Pommern zurückzuführen, der gänzlich isoliert steht; endlich ist der Märzenbecher noch in Schlesien und sonst verschiedentlich in Deutschland eingebürgert (Fig. 469).

N. pseudonarcissus liebt die Berge und Voralpen. Hier wächst er auf buschigen und Bergwiesen und in lichten Laubwäldern. In Gras- und Obstgärten, sowie auf fetten Kulturwiesen verwildert er leicht und bürgert sich an solchen Plätzen vollständig ein. Durchlässiger, also nicht zu feuchter, aber sehr nahrhafter Boden sagen ihr, wie allen Narzissen, am besten zu. In Gartenkultur muß sie öfters gedüngt

[1]) Garcke, Fl. v. Deutschl., XXII. Aufl., S. 198.

oder etwa alle 4 Jahre umgesetzt werden, da sie sonst nicht blüht und nur leere Schäfte treibt, ein Beweis für ihr Nährstoffbedürfnis. Überall in ihrem mitteleuropäischen Bezirk gehört sie zu den seltenen Pflanzen, obwohl sie unter günstigeren Verhältnissen als Unkraut der Wiesen auftritt.

Unterirdische Vegetationsorgane. Die Zwiebel von *N. pseudonarcissus* ist eiförmig in einen Hals verschmälert, etwa 2.5—4 cm im Durchmesser, mit graubrauner, am Halse runzelig geringelter Außenschale. Sie stimmt nach Irmisch

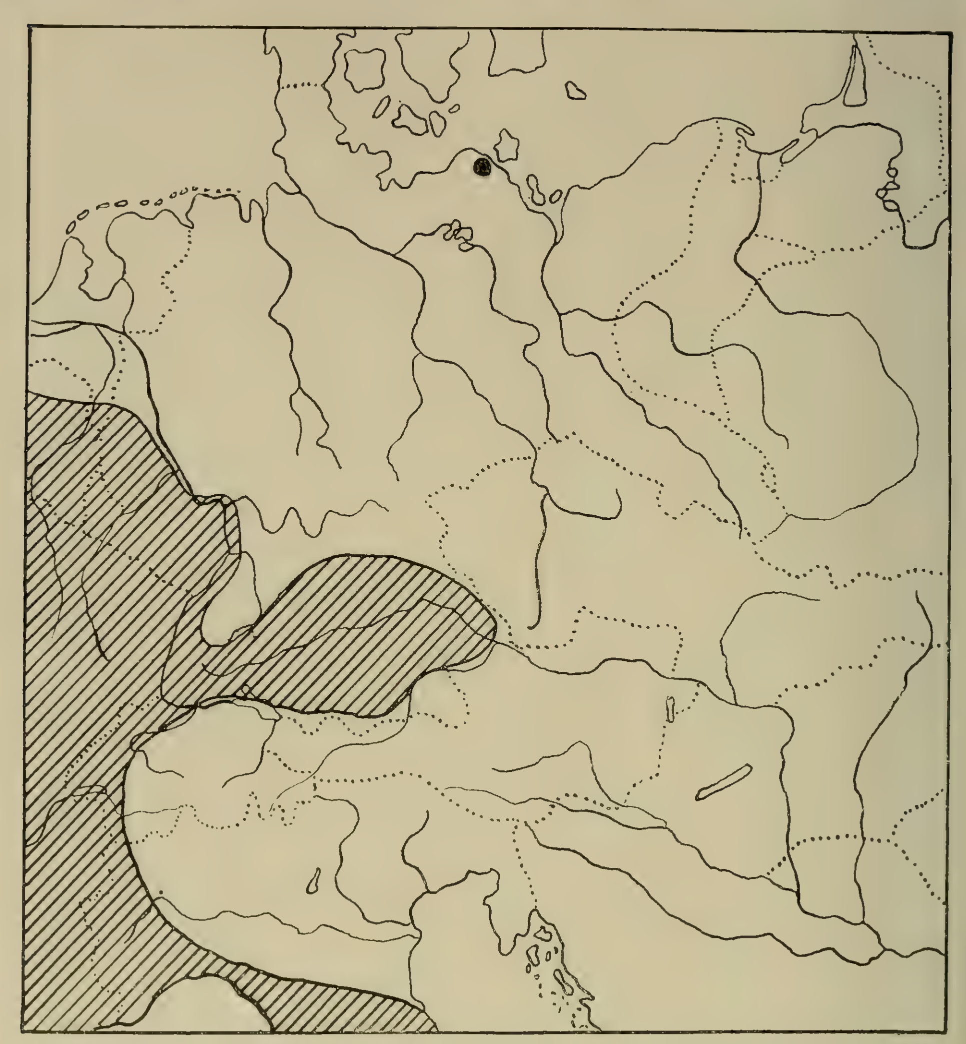


Fig. 469. Die Verbreitung von *Narcissus pseudonarcissus* in Mitteleuropa. (Nach Literaturangaben zusammengestellt B.)

(87, S. 102) ganz mit der von *Leucoium vernum* überein. Nur das oberste der 4(—6) Laubblätter, das Tragblatt des Schaftes, ist mitunter zu einer kaum 3 cm langen, bleichen Schuppe reduziert. Das erste Blatt der Knospe ist gewöhnlich ein Scheidenblatt. Die älteren Zwiebelschuppen werden, wie bei *Leucoium*, vom Rande aus nach unten zu ihrer Reservestoffe beraubt, so daß der abgestorbene Teil immer tiefer rückt. Die Zugwurzeln sind nach Draheim (17, S. 430) etwas von der Spitze ent-

fernt, reichlich mit Wurzelhaaren versehen, während die mehr horizontal verlaufenden Nährwurzeln wurzelhaarlos sind und mit Pilzen in Symbiose stehen.

Laubblätter. Die 15—40 cm lang, 0.7—1.5(—2) cm breit werdenden Laubblätter (Abb. 470) sind lineal, stumpf und ziemlich flach. Auf der Oberseite sind sie etwas rinnig, am Rücken stark gekielt. Namentlich die subsp. *cyclamineus* (DC.) besitzt einen tiefgrubigen Kiel. Durch Bereifung erscheinen sie bläulichgrün. Wie *N. pseudonarcissus* im allgemeinen, variiert auch die Blattgröße sehr stark; die f. *major hort.* (= *N. Hispanicus* Gouan) ist in allen Teilen robuster und hat eine Blattspreite von 1.5—2 cm, während die zarte subsp. *minor* (L.) nur 10 cm lange, 5—8 mm breite Blätter besitzt. Wie alle Narzissen besitzt auch *N. pseudonarcissus* ein äußerst giftiges Alkaloid, das Narzitin, in allen vegetativen Organen, und ist darum dem Weidevieh äußerst gefährlich. Sie wird daher für gewöhnlich vom Vieh nicht verzehrt, wodurch ihre Ausrottung verhindert wird. Die physiologische Wirkung des Narzitins bei Genuß besteht in Lähmungen und weiters Magen- und Darmstörungen. Die Anatomie des Blattes zeigt genau die als Grundtypus beschriebene Gefäßbündelanordnung und zwar ist die Zahl der Nebenbündel besonders groß.

Der Schaft ist hohl und durch den Druck in der Zwiebel zweischneidig abgeplattet. Nur bei der subsp. *cyclamineus* (DC.) ist er fast stielrund. Er wird etwa gleich hoch wie die Blätter und trägt an seinem Ende, von einem 5 cm langen, häutigen Hochblatt eingeschlossen, eine, selten zwei kurzgestielte Blüten. Der Hohlraum des Schaftes ist zwar schon in sehr jungem Zustande vorhanden, doch beweisen die teils kollabierten, teils zerfetzten innersten Schichten des Parenchyms, daß er doch durch Zerreißen beim Wachstum entsteht und nicht angelegt ist. Beim Durchdringen des Bodens wird der Knospe von den festen Spitzen der vorauseilenden Laubblätter der Weg gebahnt, überdies wird sie durch das am Ende kapuzenförmige Hüllblatt geschützt. In der Hülle steht die Knospe aufrecht. Erst wenn diese durch den Druck der heranwachsenden Knospe gesprengt wurde, tritt eine allmähliche Krümmung des kurzen Blütenstieles ein, durch welche die Knospe in annähernd horizontale Lage gebracht wird. Die Blüten öffnen sich meist im März oder April, nur in höheren Lagen sowie in den nördlicheren Teilen ihres Areals erst im Mai (Fig. 471).

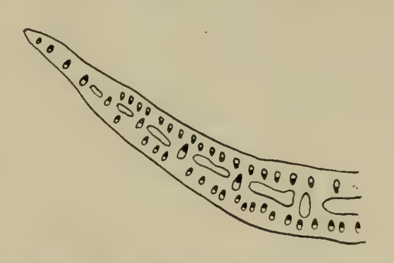


Fig. 470. Blattquerschnitt von *Narcissus pseudonarcissus* (nach Eberstaller).

Morphologie und Biologie der Blüten. Die Blütenhülle besteht aus einer etwa 15 mm langen, breit trichterförmig erweiterten Blumenkronröhre, die fast ganz vom Hüllblatt eingeschlossen wird, und 6 eiförmigen bis länglichen, etwas vorwärts gerichteten bis abstehenden Perigonabschnitten, die sich auf einen Durchmesser von 40—60 mm ausbreiten. Als Fortsetzung der Perigonröhre ragt aus dem Schlunde eine zylindrisch-glockenförmige, faltig gekerbte Nebenkrone von ungefähr 15 mm Weite und 25 mm Länge. An der Basis verengt sich die Nebenkrone ein wenig, während der wellige Rand meist etwas nach außen gebogen ist. Die Blumenkrone selbst ist meist hellgelb, an der Röhre etwas grünlich, die Nebenkrone dottergelb gefärbt. Es kommen jedoch auch Farbvarietäten vor, die namentlich in der gärtnerischen Kultur eine Rolle spielen, vielfach auch nur auf Züchtung zurückzuführen sind. Fast weiße Perigonabschnitte besitzt z. B. f. *bicolor* hort. und f. *moschatus* hort. (= *N. moschatus* L. = *N. candidissimus* Red.). Bei letzterer Form, die wild in Spanien und Südfrankreich vorkommt, ist auch die Nebenkrone rein weiß. Bei der portugiesischen subsp. *cyclamineus* (DC.) sind die Perigonabschnitte dotter-

gelb. Ihre Blüten sind stark nickend und besitzen nur eine 2—3 mm lange Perigonröhre. Den Namen hat sie wegen der stark zurückgeschlagenen Blumenkronabschnitte.

Die untereinander gleich langen Staubblätter sind etwa 6 mm oberhalb des Blütengrundes, also in ungefähr der halben Länge der Perigonröhre dieser eingefügt. Ihre Antheren, die unmittelbar nach Öffnung der Blüte an der Innenseite mit Spalten aufspringen, stehen in halber Höhe der Nebenkrone dicht um den Griffel herum, von dessen dreieckiger Narbe (Fig. 471 b) sie um etwa 6 mm überragt werden, und bestäuben diesen mit ihrem Pollen. Im Griffelkanal wird nach Troll (76, Anmerkung) so viel Schleim abgesondert, daß er an der Griffelspitze als „Befruchtungstropfen" austritt. Bei stark windigem und regnerischem Wetter können die Bestäubungsorgane infolge ihrer Lage vom Regen getroffen werden, doch ist der Pollen gegen Benetzung widerstandsfähig. Die Pollenkörner sind gelb, klebrig, unregelmäßig brotförmig, warzig, bis 63 μ lang und 30 μ breit[1]). Am Blütengrunde befindet sich der von den Septalnektarien reichlich ausgeschiedene Nektar,



Fig. 471. Die Blüte von *Narcissus pseudonarcissus.* A Längsschnitt. B Narbe von oben. C Blüte im Aufgehen (die Staubblätter sind in diesem Stadium 16 mm lang). D Blüte von vorn (Original K.)

der jedoch von der Basis der Filamente derart verborgen wird, daß nur 6, etwa 1—1.5 mm weite Zugänge frei bleiben. Da diese Nektarlöcher 6 mm vom Nektar entfernt sind, kann dieser von Insekten mit 6 mm langem Rüssel bereits erreicht werden[2]). Die Blüte ist homogam, so daß einmaliger Insektenbesuch zur Befruchtung genügt. Wir haben in der Blüte von *N. pseudonarcissus* also eine Röhrenblüteneinrichtung vom Glockentypus vor uns, ähnlich wie bei *Gentiana acaulis* oder *Campanula.* Als Bestäuber kommen nur große Immen in Frage, und wurden tatsächlich wiederholt beobachtet. So beobachtete Delpino (a. a. O.) *Xylocopa violacea.* Knuth (**102,** II. 2, S. 470) bemerkte in Gärten bei Kiel *Anthophora pilipes* F. ♀, die mit Kopf und Brust in die Blüte eindrang, mit ihrem 19—21 mm langen Rüssel den Honig ausbeutete und dabei Bestäubung herbeiführen konnte. Höpp-

[1]) Vergl. Warnstorf **209**; Raunkiaer **154**, S. 236; Lidforss **112**.

[2]) Delpino **32**, II. 2, S. 103, 107, 22.

ner beobachtete bei Bremen die Biene *Osmia rufa* L. saugend, dieselbe Imme (♂) bemerkte Schenck in Nassau (vergl. Knuth a. a. O.). Größere Insekten berühren beim Eindringen in die Blüte zuerst die Narbe, später die pollenbedeckten Antheren und bewirken daher vorzugsweise Fremdbestäubung. Infolge der Homogamie der Blüte scheint allerdings auch Bestäubung der Narbe mit Pollen derselben Blüte möglich. Ob eine Selbstbestäubung jedoch wirksam ist, wurde bisher nicht sichergestellt. Die Auffälligkeit der Blüte sowie der ihr entströmende starke Duft locken natürlich auch andere Insekten herbei, die jedoch teils für die Blüte ohne Nutzen, teils auch nicht fähig sind, zum Honig zu gelangen. So beobachtete Knuth eine *Meligethes*-Art tief im Blütengrunde, ohne Nutzen für die Blume, wie er meint, höchstens imstande, gelegentlich Selbstbestäubung herbeizuführen. v. Fricken (vergl. Knuth a. a. O.) beobachtete in Ostpreußen und Westfalen die Nitidulide *Epurea aestiva* L. Burkill (11) studierte die Besucher an der Küste von Yorkshire und stellte folgende Insekten fest: auf den Blüten umherkriechend eine *Acarina*-Spezies; die Muscide *Phorbia muscarina* Mg., die auf allen Teilen der Blüte vergeblich nach Honig suchte, und wahrscheinlich dabei Selbstbestäubung herbeiführte, ferner noch eine, nicht genannte Muscide, die gleichfalls nach Honig suchte, und bei der gleichen Beschäftigung die Syrphide *Eristalis pertinax* Scop. Sonderbarerweise beobachtete er nur eine Biene, nämlich *Anthrena clarkella* K. ♀, die noch dazu vergeblich nach Honig suchte, da sie ihn nicht erreichen konnte. Schließlich waren auch Individuen von *Thrips* in der Blüte anzutreffen. Besuch von Schmetterlingen wurde niemals beobachtet. Tagfaltern gegenüber ist die Nebenkrone auch ein gewiß sehr wirksamer Schutz gegen Honigdiebstahl, da diese nur eine Rüssellänge bis zu höchstens 2 cm besitzen, den Honig also vom Rande der Nebenkrone aus, die überdies eine schlechte Sitzgelegenheit bietet, nicht erreichen können. Infolge der Weite der Nebenkrone und Perigonröhre würde auch Schwärmerbesuch für die Blüte wirkungslos bleiben.

Spontane Selbstbestäubung dürfte infolge der Lage der Antheren zur Narbe kaum möglich sein[1]).

An verschiedenen Standorten in der Gegend des Gerardmer in den Vogesen beobachtete Gain (28) das Vorkommen zahlreicher Pflanzen mit kurzgriffeligen Blüten, die unter die normalen, langgriffeligen gemischt waren. Er schließt daraus auf eine in Bildung begriffene Heterostylie, deren Entstehung und Mechanismus er einesteils aus den Lebensbedingungen der Pflanzen, anderseits aus den Modifikationen in den Kreuzungsbedingungen herleiten will.

Außer den oben genannten Formen und Farbvarietäten treten noch verschiedene Bildungsabweichungen an den Blüten auf. So beobachtete Wydler einmal eine in allen Kreisen 4zählige Blüte. Verhältnismäßig häufig sind, auch bei wildwachsenden Exemplaren, gefüllte Blüten.

7. Narcissus incomparabilis Mill. Unvergleichbare Narzisse (Sect. III. Queltia Herb.)

Verbreitung und Standorte. Diese Art wurde früher gewöhnlich als Bastard von *N. pseudonarcissus* L. mit *N. poeticus* L. betrachtet, wozu einesteils die Mittelstellung der Blüte zwischen denen der beiden vermeintlichen Stammeltern, anderseits aber die große Veränderlichkeit ihrer Blüten in Form, Größe und Farbe verleiten. Tatsächlich ist es nicht ohne weiteres möglich, sie vor einem Bastard *N. pseudonarcissus* × *poeticus* sicher zu unterscheiden. Diese Tatsache, sowie leichte Verwilderung lassen ihr Areal nur schwierig erkennen. So meint z. B. Ascherson u. Graebner[2]), daß sie „vielleicht einheimisch" nur auf Wiesen in der Provence, Riviera „und vielleicht in der Dauphiné" sei. Die übrigen mitteleuropäischen

[1]) Siehe Kirchner 42; Loew, Manuskript; Kirchner, Manuskript; Knuth, Bloemenbiologische Bijdragen, Bot. Jaarb. Dodonaea, Gent 1897.

[2]) Ascherson-Graebner, Synopsis.

Vorkommen halten sie für verwilderte Gartenpflanzen oder für den obengenannten Bastard.

Jedenfalls ist *N. incomparabilis* eine südwesteuropäische Art, die weit empfindlicher gegen Kälte ist als *N. pseudonarcissus*, und daher nicht so weit gegen Norden vordringt. Ihr Hauptverbreitungsgebiet ist Iberien, Süd- und Westfrankreich und Italien. Von dem in Ascherson-Graebners Synopsis angeführten Zentrum an der Riviera und in der Provence aus reicht jedoch ihr heutiges Areal einesteils gegen Norden, wo sie in Tessin und Wallis, in Savoyen und im Dep. Aisne vorkommt

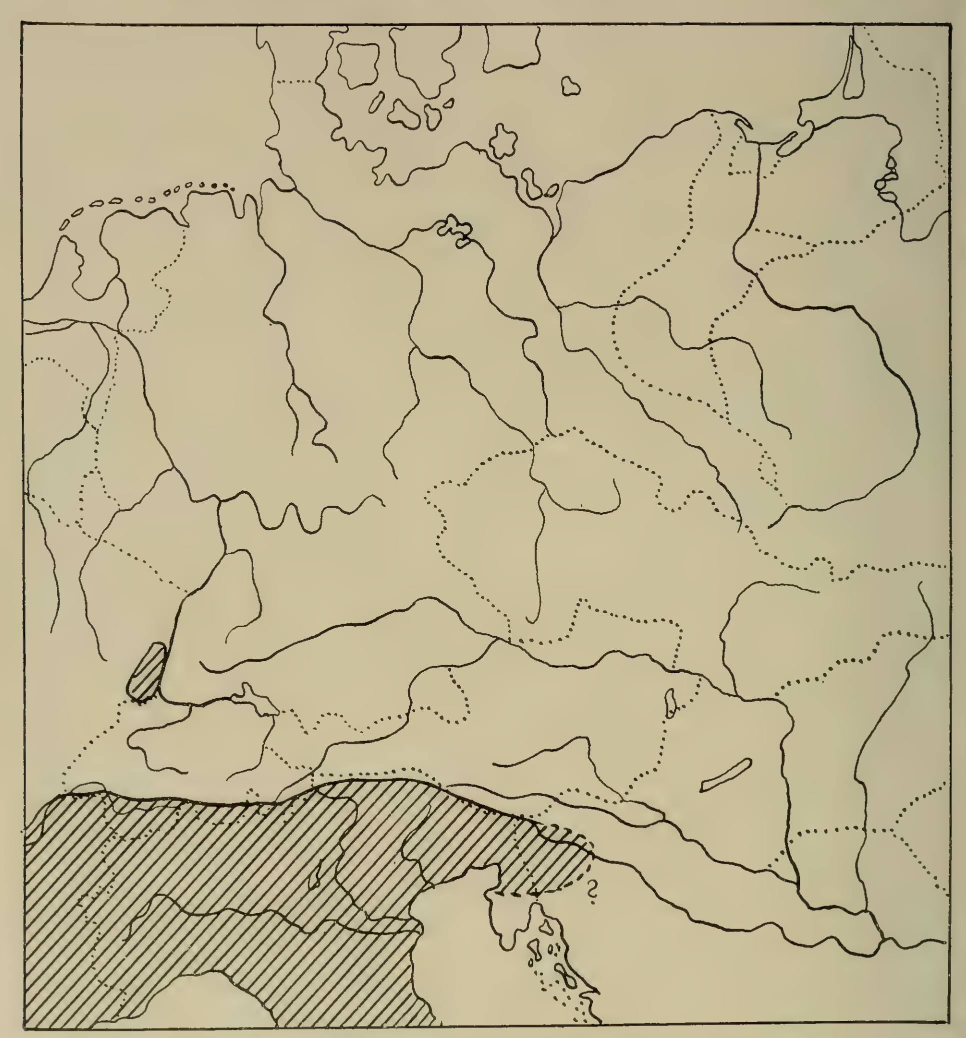


Fig. 472. Die Verbreitung von *N. incomparabilis* in Mitteleuropa (nach Literaturangaben B.).

und sogar noch in den Vogesen gefunden wird, anderseits aber nach Osten. Ob das Vorkommen in den Vogesen mit dem in der Schweiz in Verbindung zu bringen ist, ließ sich nicht ermitteln. Jedenfalls ist dieser Standort ein äußerst weit vorgeschobener Posten. Ostwärts verbreitet sich die Art über Südtirol und Venetien bis nach Krain und Kroatien. In Istrien und Dalmatien fehlt sie. In wärmeren Gebieten

kann sie leicht verwildern, und derartiger sicherer Verwilderungsstandorte gibt es wohl noch viele (Fig. 472).

N. incomparabilis lebt auf Wiesen. Wie eben erwähnt, verträgt sie keinen starken Frost und muß daher, in unseren Gegenden mit strengem Winter gezogen, durch eine gute Laubdecke vor Frost geschützt werden.

Zwiebel. Die fast kugelige, 2½—4 cm dicke Zwiebel wird von hell- bis rotbraunen Außenschuppen umgeben. Im Bau zeigt sie durchaus keine Abweichung von der der vorigen Art. Das Tragblatt des Schaftes ist (ob immer?) ein normales, jedoch scheidenloses Laubblatt, welches an der Basis etwas verbreitert ist. In ihre Bildung gehen auch hier die Blattscheiden mehrerer Jahrgänge ein. Das erste Blatt jedes Jahrganges ist ein Scheidenblatt.

Laubblätter. Die Zahl der jährlich zur Ausbildung gelangenden Laubblätter ist meist 4, oft aber auch 5. Sie sind etwa schafthoch, 1—1.5 cm breit, lineal, deutlich graugrün, etwas rinnig, auf der Unterseite stumpf gekielt, im ganzen aber fast ganz flach. In Bezug auf den anatomischen Bau stimmen sie ziemlich mit denen von *N. pseudonarcissus* überein, doch ist die Zahl der Nebenbündel, die in der der Oberseite genäherten Reihe auch hier invers, d. h. mit dem Gefäßteil nach der Blattmitte gerichtet, stehen, viel kleiner als bei voriger Art, dafür jedes einzelne Bündel größer als dort[1]) (Fig. 473). Durch die unregelmäßigere Lagerung

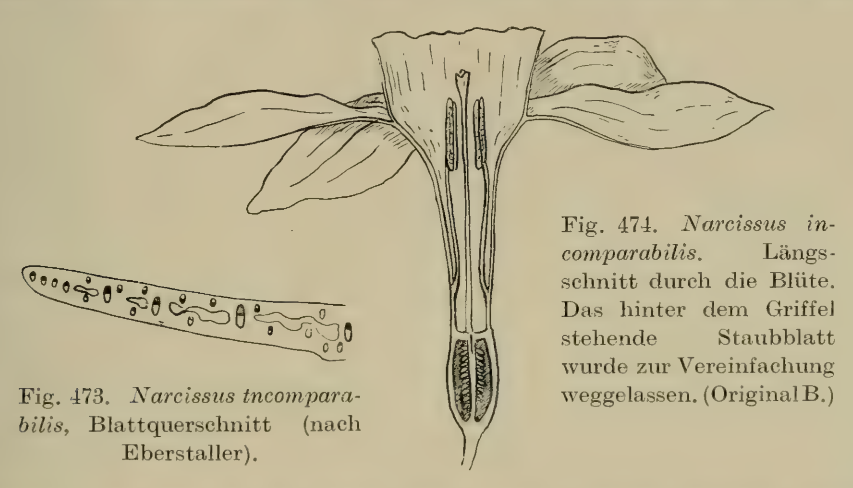


Fig. 473. *Narcissus tncomparabilis*, Blattquerschnitt (nach Eberstaller).

Fig. 474. *Narcissus incomparabilis*. Längsschnitt durch die Blüte. Das hinter dem Griffel stehende Staubblatt wurde zur Vereinfachung weggelassen. (Original B.)

der Haupt- und Nebenbündel ist auch der zentrale Hohlraum nicht so regelmäßig gegliedert wie bei der vorigen Art.

Blütenschaft und Blüte. Der hohle, etwa 30—40 cm hohe Schaft ist deutlich zweischneidig abgeplattet und etwas rinnig. Er trägt an seinem Ende, von einem häutigen Hüllblatt eingeschlossen, eine einzelne Blüte auf einem etwa 2.5 cm langen Stiel. Das Hochblatt ist gelbbräunlich, gegen oben etwas blasig erweitert und an der Spitze schräg abgeschnitten, so daß es bis zur Spitze gegen 5.5 cm lang, auf einer Seite zwei Drittel der Perigonröhre mit einschließt, auf der anderen hingegen in halber Fruchtknotenhöhe aufhört. Der Blütenstiel geht ziemlich allmählich in den Fruchtknoten über. Die Blüte (Fig. 474) steht meist schräg aufwärts gerichtet, oder aber mehr oder minder wagerecht. Die etwa 2.5 cm lange grünliche Perigonröhre ist an der Basis fast zylindrisch, erweitert sich jedoch erst nur mäßig, dann im letzten Viertel jedoch plötzlich trichterartig auf fast 1.5 cm Weite. Die länglich-eiförmigen, in ein Spitzchen ausgehenden Perigonabschnitte übertreffen sie etwas an Länge und überdecken einander nahe der Basis mit ihren Rändern; sie sind

[1]) Eberstaller 19.

meist hellgelb, bei der f. *aurantia* Bak. blaßgelb, bei f. *albus* Bak. bis milchweiß. Die etwas über 1 cm lange, ziemlich weite Nebenkrone ist meist dottergelb (bei f. *aurantia* Bak. am Grunde blaßgelb, an der stark gelappten und faltigen Mündung orangegelb). Sie öffnet sich an ihrer 6lappigen, oft etwas gezähnelten und faltigen Mündung bis auf 2 cm. Die Staubblätter sind nur wenige Millimeter bis 1 cm über dem Grunde der Perigonröhre in dieser inseriert. Sie ragen nicht aus der Nebenkrone vor, sondern sind so lang, daß die etwa 1 cm langen, goldgelben Antheren gerade zur Hälfte in der Röhre, zur anderen in der Nebenkrone liegen. Sie werden vom Griffel, den sie eng umgeben, noch um etwa 3—4 mm überragt. Die dreilappige Narbe liegt also ebenfalls noch innerhalb der Nebenkrone, mitunter aber auch eben in ihrer Mündung. Die Blüte erscheint im März bis April und ist fast duftlos.

Obwohl die an der Innenseite mit Längsspalten aufspringenden Antheren reichlich Pollen hervortreten lassen, der Fruchtknoten zahlreiche Samenanlagen in jedem Fach zweizeilig angeordnet besitzt und auch die Narbe wohl entwickelt zu sein scheint, ist die Art nach Ascherson und Graebner stets steril[1]). Diese Autoren beschreiben *N. incomparabilis* zwar als Art, schließen jedoch aus ihrer Gleichförmigkeit mit dem Bastard *N. pseudonarcissus* × *N. poeticus* und ihrer Sterilität, daß *N. incomparabilis* eine, aus diesem Bastard hervorgegangene „Blendart" sei. Wieweit die Angabe über die Sterilität zutrifft, ob ferner der Pollen oder die Samenanlagen nicht entwicklungsfähig, oder aber die Narbe nicht empfängnisfähig ist, ist noch nicht aufgeklärt. Jedenfalls müßten zur Klärung dieser Fragen Pflanzen, die unmittelbar vom natürlichen Standort, und zwar von der Provence oder der Riviera stammen, untersucht werden, da bei anderen die Möglichkeit besteht, daß es nicht die echte Art, sondern der oben genannte Bastard, oder doch eine durch Gartenkultur degenerierte Form wäre.

Der Blüteneinrichtung nach müßte man *N. incomparabilis* als hummelblütig, vom Loew'schen Typus I bezeichnen, also gleich wie *N. pseudonarcissus* und *N. odorus*, mit welch letzterer Art der Blütenbau überhaupt große Ähnlichkeit aufweist. Der Glockenblütentypus mit den 6 Nektarlöchern, wie wir ihn bei *N. pseudonarcissus* antreffen, ist hier jedoch infolge der Länge des verengten Teiles der Perigonröhre nicht ausgebildet. Bei der oft aufrechten Stellung der Blüte wäre auch Tagfaltern die Möglichkeit geboten, zum Nektar zu gelangen, doch dürften sie dabei kaum eine Befruchtung herbeiführen können, da der Raum um die Antheren zu groß ist. Einen Schutz der Bestäubungsorgane vor Regen bietet die weite Nebenkrone nicht, zumal wenn die Blüte aufrecht steht. — Nicht selten kommen 5zählige Blüten vor.

8. N. poeticus L. Dichternarzisse.

9. N. angustifolius Curt. (= N. radiiflorus Salisb.). Schmalblättrige Narzisse, und 10. N. biflorus Curt. Zweiblütige Narzisse. (Sect. IV. Genuini Pax.)

Verbreitung und Standorte. Die drei hiehergehörigen Arten, die durch ihre weißen Blüten mit flachschüsselförmiger, trockenrandiger Nebenkrone und eine lange, enge Perigonröhre charakterisiert sind, stehen einander überaus nahe. *N. biflorus* Curt. kann man bei flüchtiger Betrachtung nur an dem weißlichen Rand der Parakorolle von einer — ausnahmsweise — 2 blütigen *N. poeticus*-Form unterscheiden, und *N. angustifolius* Curt. ist eigentlich nur eine Unterart von *N. poeticus* sensu latiore, die von vielen Autoren von *N. poeticus* L. sensu stricto gar nicht getrennt, von anderen als Varietät dieser Art beigesellt wird.

Dieser weite Artbegriff, namentlich der Floristen, macht es z. T. schwierig, das Areal von *N. poeticus* s. str. und *N. angustifolius* sicher zu begrenzen, wozu noch die häufige Verwilderung dieser oft in Gärten kultivierten Arten kommt.

[1]) Ascherson u. Graebner, Synopsis d. mitteleur. Fl., III., S. 377—378.

So gibt Vollmann[1]) eine Reihe von Standorten für „*Narcissus poeticus*" in Bayern an, betont dabei allerdings, daß sie nur im Süden des Gebietes und in der Pfalz „vielleicht spontan", „sonst verwildert und eingebürgert in Wiesen, Grasgärten und Flußauen" vorkomme. *N. poeticus* s. str. kann, wenn man seine Verbreitung betrachtet, in Bayern kaum je spontan genannt werden; für *N. angustifolius* wäre hingegen ein spontanes Vorkommen gerade im Süden der Hochebene, weniger freilich in der Pfalz, gar nicht unwahrscheinlich, wenn auch Ascherson und Graeb-

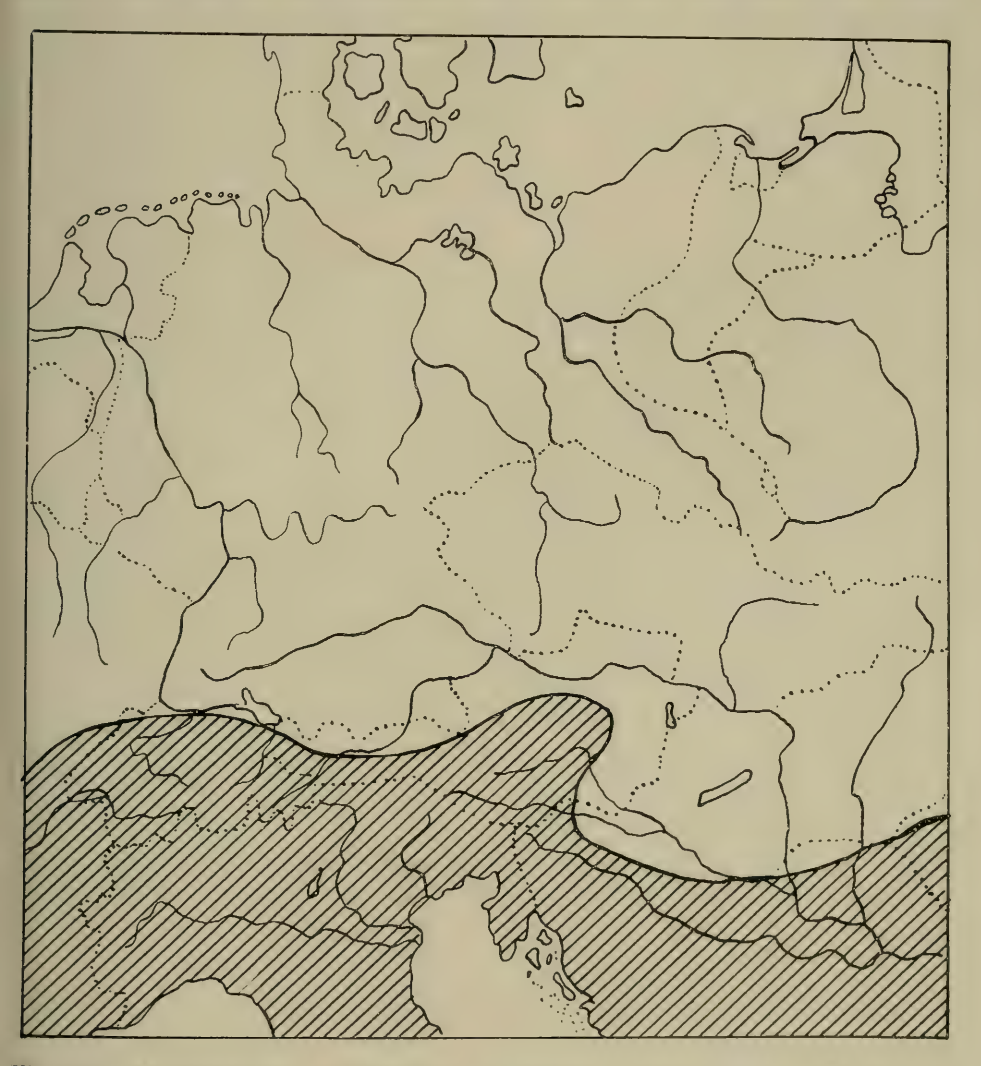


Fig. 475. Die Verbreitung von *Narcissus angustifolius* in Mitteleuropa. (Nach Literaturangaben B.) Die bayrischen Standorte konnten infolge ihrer fraglichen Artzugehörigkeit und Spontaneität nicht berücksichtigt werden.

ner[2]) annehmen, daß sie in Nordtirol und Bayern (spontan) fehle, und sie ganz allgemein im Norden der Alpenkette selten vorkommt. Es ist daher sehr zweifelhaft,

[1]) Vollmann (79), S. 153.

[2]) Ascherson u. Graebner, a. a. O., S. 397.

ob *N. angustifolius* für Bayern als spontan angenommen werden soll oder nicht, umsomehr, als ihre dortigen Standorte, Wiesen, Grasgärten und Flußauen eher für Verwilderung als für Ursprünglichkeit sprechen, wenn man ihre sicher spontanen Standorte in den Alpen in Betracht zieht.

N. angustifolius (Fig. 475) hat jedenfalls von allen Narzissen das größte mitteleuropäische Areal; sie ist die Narzisse der Alpenländer, in denen sie zwar im allgemeinen auch nicht gerade häufig, stellenweise jedoch massenhaft vorkommt. Ihr Gesamtareal erstreckt sich von der Provence durch den größten Teil der Alpen bis Niederösterreich, reicht im Westen noch über den französischen und Schweizer Jura, im Süden nach Norditalien und von hier über Nordistrien, das Küstenland, Kroatien, Dalmatien, Bosnien, Herzegowina und Montenegro bis auf den Balkan, während es östlich über das Banat bis Siebenbürgen ragt. Während sie im Westen im Jura und den Waadtländer Alpen, z. B. bei Montreux und Les Avants, im Süden im Tessin durch ganz Südtirol und in den Karawanken in Kärnten, so bei Rosenbach, Galiza, Roschitza, im Bärental usw., also weit verbreitet ist, ist sie im Norden nur vom Züricher Oberland und vom Hüllkopf und Güntisberg bei Wald bekannt. Von den früher erwähnten Standorten Vollmanns in Bayern seien nur die wichtigsten angeführt. Die Vorkommen bei Lindau, Senftenau und Schöngarten, die dem sichergestellten natürlichen Areal am nächsten liegen, tragen die größte Wahrscheinlichkeit für spontanes Auftreten in sich. Ebenso könnten die Standorte bei St. Mang bei Kempten und bei Kaufbeuren spontan sein, immer vorausgesetzt, daß es sich um *N. angustifolius* handelt. Mit Zunahme der Entfernung von der Alpenkette nimmt jedoch die Wahrscheinlichkeit einer Einbürgerung ebenfalls zu. Vollmanns Standorte würden eine ganz bedeutende Verschiebung der Nordgrenze bedeuten, denn er führt „*N. poeticus*“ für München, Neuburg an der Donau, Landshut, für Fürth, Nürnberg usf. an, gar nicht zu rechnen die Fundorte in der Pfalz, wo sie bei Grünstadt, Lambsheim, Schifferstadt, Haßloch, Edenkoben, bei Pirmasens, Waldfischbach und Hornbach gefunden wird.

In Steiermark, Nieder- und Oberösterreich tritt *N. angustifolius* sicher spontan, namentlich in den Voralpentälern an vielen Stellen, meist massenhaft und gesellig auf, so z. B. im Ennstal zwischen Steinach und Selztal, bei Admont, Maria Zell, Hohenberg, St. Ägyd an der Traisen, bei Gaming, Lunz und Göstling, wo sie neben *Crocus neapolitanus* vorkommt (vergl. Nevole 57), bei Bruck an der Mur im Tragößtal, bei St. Katrein und längs des Murtales bis Mixnitz und an zahlreichen anderen Punkten. Bei Stainz im südwestlichen Steiermark soll sie nur verwildert sein (nach Benz 7). Tatsächlich begegnen wir ihr nirgends sonst in diesem Gebiete; Die Ostgrenze scheint also von Mixnitz aus gegen Südwesten zu verlaufen, und erst südlich der Drau sich wieder gegen Osten zu wenden.

Man betrachtete früher das Vorkommen der schmalblättrigen Narzisse in den Voralpentälern als ein interglaziales Relikt (vergl. Favarger und Rechinger 22). Hayek (38) bestritt und widerlegte diese Ansicht damit, daß z. B. gerade das obere Ennstal in der Eiszeit von einem mächtigen Gletscher erfüllt war. Hayek ist daher der Ansicht, daß *N. angustifolius* nur durch postglaziale Einwanderung in unser Gebiet gelangt sein kann.

N. angustifolius bewohnt feuchte Voralpenwiesen, meist an den Talhängen, oft aber auch die sumpfigen Wiesen der Talsohle, wie z. B. im Ennstal. In günstigen Lagen ist sie imstande, auf große Höhen emporzusteigen. So kommt sie in den Karawanken noch auf dem Roschitzasattel in 1580 m Seehöhe vor, steigt am Hochkaar an der niederösterreichisch-steierischen Grenze bis 1640 m, im Ledrotal in Südtirol gar bis auf 2000 m auf. Kalkunterlage scheint sie zu bevorzugen. Infolge ihrer starken Vermehrung durch Nebenzwiebeln tritt sie immer in geschlossenen Gruppen, oft in ungeheurer Masse auf (Fig. 476). Wegen dieses Massenauftretens wird in den Waadtländer Alpen ihr zu Ehren sogar ein Narzissenfest ge-

feiert. Je nach der Lage des Standortes wechseln ihre Begleiter. Nach Scharfetter[1]) wächst sie in den Karawanken neben *Poa alpina* var. *vivipara*, *Potentilla aurea*, *Ajuga pyramidalis*, *Rhododendron hirsutum* (!), *Arabis Halleri*, *Gentiana Bavarica*, *Homogyne alpina*, *Carex montana*, *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis idaea*, *Luzula campestris* usf.; Begleiter, wie *Arabis Halleri* und *Homogyne alpina* zeigen die hohe Feuchtigkeit ihrer Standorte an, *Vaccinium* beweist, daß ihr auch Heideboden zusagt. In den östlichen Kalkalpen tritt sie nicht allein auf feuchten Wiesen, sondern direkt auf moorigem Boden, im Molinietum und Flachmoor auf. Hier sind nach Favarger und Rechinger (122) auch Moose, besonders häufig *Hypnum intermedium* und *Hylocomium squarrosum*, aber selbst *Equisetum palustre* ihre Begleiter, daneben *Holcus lanatus*, *Deschampsia caespitosa*, *Avena flavescens*, *Arrhenaterum elatius*, *Molinia caerulea*, *Poa palustris*, *Glyceria plicata*, *Scirpus silvaticus*, *Carex flacca*, *C. Oederi*, *C. pallescens*, *C. Hornschuchiana*, dann *Tofieldia calyculata*, *Veratrum album*, *Colchicum autumnale*, *Ornithogalum sphaerocarpum*, *Leucoium vernum*, *Orchis morio* und *O. latifolia*, *Spiranthes spiralis*, *Salix*



Fig. 476. Narzissenwiesen (*N. augustifolius*) auf sumpfigem Grund bei Steinach im Ennstal (Steiermark). (Phot. Helff.)

rosmarinifolia, *Polygonum Bistorta*, *Lychnis flos cuculi*, *Caltha laeta*, *Trollius europaeus*, *Ranunculus repens*, *Cardamine amara*, *C. pratensis*, *Parnassia palustris*, *Potentilla erecta*, *Geum rivale*, *Filipendula Ulmaria* var. *discolor* und var. *concolor*, *Sanguisorba officinalis*, *Polygala amarella*, *Epilobium palustre*, *Angelica silvestris*, *Primula farinosa*, *Gentiana vulgaris* und *G. verna*, *Myosotis palustris*, *Mentha longifolia*, *Veronica serpyllifolia*, *Euphrasia Rostkoviana*, *Pedicularis palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Galium boreale* und *G. nanum*, *Valeriana dioica* und *V. officinalis*, *Succisa pratensis*, *Cirsium oleraceum*, *C. rivulare* und *C. palustre*, *Leontodon hastilis* (= *danubialis*) und — selten — *Scorzonera humilis*. Eine Fülle von Sumpf-

[1]) In Hegi, Ill. Fl. v. Mitteleuropa, II., S. 316.

pflanzen, von denen allerdings nur einige, wie *Orchis latifolia*, *Polygonum Bistorta*, *Caltha laeta*, *Cardamine pratensis*, *Primula farinosa*, *Gentiana verna* und *Myosotis palustris* die gleiche Blütezeit wie die Narzisse, das ist Ende Mai bis Mitte Juni, haben. Zwei Monate früher, unmittelbar nach der Schneeschmelze, in Anfang April, sind die Narzissenwiesen fast ebenso reich mit *Leucoium* übersät. Eine bemerkenswerte Begleitpflanze der Narzisse ist stellenweise, wie z. B. im Ennstale, *Iris sibirica* (vergl. Hayek 38).



Fig. 477. Die Verbreitung von *N. poeticus* s. str. in Mitteleuropa. nach Literaturangaben zusammengestellt. Die von Vollmann für Bayern angegebenen Standorte wurden wie bei voriger Abbildung nicht berücksichtigt, da sie, wenn es sich nicht um *N. angustifolius* handeln sollte, unbedingt nur auf Verwilderung beruhen können. (B.)

Weit kleiner ist das Areal von *N. poeticus* (Fig. 477). Wild lebt sie nur im südwestlichen Alpengebiet. Von der Provence und Dauphiné erstreckt sich ihr Gebiet über die Seealpen, Tessineralpen und Südtirol bis in die Lombardei und nach Venetien.

Außerdem ist sie freilich auch in Mitteleuropa vielfach verwildert und eingebürgert, namentlich in Baumgärten zu finden. Dieses beschränkte Verbreitungsgebiet steht meines Erachtens gerade im Gegensatz zu der Auffassung, daß *N. poeticus* die Stammart von *N. angustifolius* sei. Allein ein Blick auf die Landkarte müßte wohl genügen, um zu erkennen, daß eben *N. angustifolius* die Stammart, *N. poeticus* hingegen nur eine südliche Rasse sei, ähnlich wie wir bei *Galanthus* im Süden größere, üppigere Formen *(G. Imperati)* gesehen haben. Daß sich die beiden Areale überschneiden, ist ebensowenig ein Gegenbeweis gegen diese Auffassung, wie es keiner gegen die frühere war. Ja man könnte im Gegenteil leicht behaupten, daß eher eine härtere Form weiter nach Süden als eine südlichere, wärmebedürftigere bis in unsere Alpentäler eingedrungen sein mag. *N. poeticus* s. stricto ist tatsächlich empfindlicher und steigt darum auch in den Südtiroler Alpen nur bis auf höchstens 1800 m, in der Regel nicht über 1300 m empor. Die ganze „*Poeticus*-Gruppe" ist ja sehr variabel und auch zur Bildung von Lokalrassen geneigt, und ich denke mir daher die Entstehung von *N. poeticus* s. str. aus *N. angustifolius* unter dem Einfluß des südlichen Klimas wohl sehr leicht möglich.

N. poeticus kommt ebenfalls gesellig auf feuchten Bergwiesen vor. Weiters finden wir sie aber auch auf gerölligen Abhängen, in Kastanienwäldern oder im *Sarothamnus*- bezw. im *Calluna*-Gestrüppe. Gemäß der südlicheren Lage ihrer Standorte kann sie schon früher, im April bis Mai, blühen.

N. biflorus endlich besitzt wieder ein ausgedehntes Wohngebiet (Fig. 478) und beweist damit ihre geringere Empfindlichkeit gegen Kälte, ohne aber die Winterhärte von *N. angustifolius* zu erreichen. Etwas unklar ist ihr vom Hauptareal entfernt liegendes Verbreitungsgebiet in Nordwest- und Westfrankreich sowie in England. Deutschland fehlt auch sie vollkommen. Ihr mitteleuropäisches Areal beginnt in der Languedoc und geht über die Seealpen nach Italien und über Savoyen nach der südlichsten Schweiz, wo es sich über die Kantone Genf, Waadt und Wallis erstreckt — bemerkenswerte Fundorte sind Rex und Orbe im Waadtland, Massongex, St. Maurice, Sion, St. Léonard-Sierre, Franges und Grône in den Walliser Alpen. Weiter kommt *N. biflorus* im Tessin bei Locarno, Orselina und Bellinzona vor, reicht in Südtirol nach Bozen, Meran, Eppan und Cologna di Creta und steigt beim Gardasee bis 500 m. Endlich ragt das Verbreitungsgebiet noch über Nord-Istrien bis nach Untersteiermark, wo *N. biflorus* noch bei Cilli und Pettau vorkommt. *N. biflorus* ist jedenfalls eine allgemein seltene Art, die auf Wiesen im Hügelland gedeiht.

Vegetative Organe. Das Wurzelwerk von *N. poeticus* wurde von Draheim (17) studiert und dem von *N. pseudonarcissus* sehr ähnlich gefunden. Auch hier finden wir schräg abwärtsverlaufende, kontraktile Wurzeln und auch einige flacher liegende Nährwurzeln, die ebenfalls von den ersteren nicht deutlich unterschieden werden können. Eine Aussenscheide fehlt, hingegen findet man häufig eine Mykorrhiza. Von Wurzelhaaren erwähnt Draheim bei dieser Art nichts. Doch berichtet Pospichal[1]), daß die Wurzeln feinflaumig sind. Eberstaller (19, S. 4) fand, wie bei allen untersuchten Narzissen, in der Rindenschichte der Wurzeln Zellen (?), die in Schleimmassen eingebettete Raphidenbündel enthalten, also offenbar dem Raphidenapparate zuzurechnen sind, der auch die oberirdischen Teile und die Zwiebel durchzieht. Auch Lindinger (51) stellte die Kontraktilität der Narzissenwurzel fest und bestätigt Eberstallers Bericht vom Fehlen einer Außenscheide.

Irmisch (41, S. 7) untersuchte die Zwiebeln aller drei hier besprochenen Arten und fand auch bei diesen eine wesentliche Übereinstimmung im Bau mit der Zwiebel von *Leucoium vernum*. Bei *N. poeticus* stehen zwischen den Blütenschäften zweier aufeinander folgender Jahrgänge gewöhnlich 5—6 Blätter, von denen 1—3 scheidenartige Niederblätter, die übrigen 3—5 Laubblätter sind. Das Tragblatt

[1]) Pospichal, Fl. d. österr. Küstenlandes.

des Schaftes hat keine geschlossene Scheide. Diese Zahlen fand auch A. Braun (13, S. 59) (nämlich 1 Nieder-, 4 Laubblätter). Die Terminalknospe beginnt gewöhnlich mit Niederblättern und enthält schon im Juni den jungen Blütenstengel für das nächste Jahr. Auch bei *N. angustifolius* (*radiiflorus*) und *N. biflorus* findet man die gleichen Verhältnisse, nämlich 5—7 Blätter. Bei diesen Arten kommt es jedoch oft vor, daß über dem Blütenstengel noch 1, seltener 2 Laubblätter, die also eigentlich erst dem nächsten Jahrgang angehören würden, zur Entwicklung gelangen und nach der Blütezeit mit denen des blühenden Jahrganges zugleich die Lamina abwerfen.



Fig. 478. Die mutmaßliche Verbreitung von *Narcissus biflorus* in Mitteleuropa. Unsichere Grenzlinien werden nur gestrichelt ausgezogen und mit ? bezeichnet. (Nach Literaturangaben B.)

In diesem Falle, in dem also die Blätter, mit denen der nächste Jahrgang beginnen sollte, schon im vorhergegangenen verbraucht wurden, fehlen häufig die Niederblätter vollständig. Bei allen genannten Narzissen kommt es vor, daß vor dem

Hauptblütenstengel, vor seinem Mutterblatt, aber etwas seitlich der Mediane, ein schwächerer Nebenblütenschaft zur Entwicklung gelangt. In den Blattachseln werden sehr häufig Nebenzwiebeln entwickelt, namentlich an älteren Zwiebeln. Die Knospen, aus denen die Nebenzwiebeln entstehen, beginnen mit einem Scheidenblatt, welches seine breite, zweikielige Rückenfläche der Abstammungsachse zukehrt. Die Nebenzwiebeln blühen oft noch in Verbindung mit der Mutterzwiebel. Diese starke Vermehrung durch Nebenzwiebeln bedingt das büschelförmige oder horstartige Wachstum der Narzissen. Nach Draheims Angaben haben die Zugwurzeln hier nicht allein die Aufgabe, die Zwiebeln in der nötigen Tiefe zu halten, sondern durch ihre schräge Lage auch noch die losgetrennten Tochterzwiebeln von der Mutterzwiebel loszulösen und zu entfernen, da sich sonst die ziemlich groß werdenden Zwiebeln einer Gruppe gegenseitig im Wachstum behindern würden. Dieser zweiten Aufgabe können sie um so leichter gerecht werden, als der nasse Boden der Narzissenstandorte leicht nachgibt und infolgedessen dem allmählichen Zug der kontraktilen Wurzeln keinen allzugroßen Widerstand entgegensetzt. Die Zwiebel ist ziemlich groß, 2.5—5 cm, bei *N. biflorus* sogar 3.5—6 cm im Durchmesser, eikugelig und von schwärzlichbraunen Außenhüllen bekleidet. Sie geht in einen kurzen, gelbbraunen Hals über, aus dem wieder das Scheidenblatt vordringt.

Wie schon Irmisch berichtet, ist die Terminalknospe schon im Juni weitgehend entwickelt. Das Vortreten aus dem Boden wurde an *N. poeticus* von Areschoug (15, S. 29 ff.) studiert. Schon im Herbst tritt der von den häutigen, mit knorpeliger Spitze versehenen Niederblättern eingeschlossene Sproß aus der Zwiebel hervor (Abb. 479), Ende November erscheint das erste Laubblatt, welches das oberste Niederblatt durchbricht. Die Scheidenöffnung des Niederblattes befindet sich seitlich von der hornigen Spitze, so daß sich diese über der Öffnung erhebt und sie anfangs überdeckt. Auch das erste Laubblatt, welches beim Durchbrechen der Scheide schon schwach grünlich ist, besitzt eine kartilaginöse Spitze, die einer Pflugschar ähnlich ist. Diese begrenzt in Form einer festen Kante die rinnenförmige, längs der Innenseite des Blattes verlaufende Vertiefung desselben, in der das zweite Laubblatt liegt. Auch dieses dient dazu, der Knospe den Weg zu bahnen und hat daher auch die gleiche Form und Spitze wie das erste Laubblatt. Erst dem dritten Blatt fehlt die Hornspitze. Die Blütenknospe, die mit dem Stengel ebenfalls schon um diese Zeit aus der Zwiebel vortritt, wird von einer Spatha umhüllt, die über der Knospe abgeplattet, fast zweischneidig ist, und die in zwei ziemlich steife Spitzen ausläuft, welche vermutlich ebenfalls das Vordringen aus der Erde erleichtern sollen. Das Zutagetreten des Lichtsprosses erfolgt wie bei *Galanthus*.

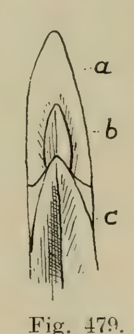


Fig. 479. *Narcissus poeticus.* Der junge Trieb nach dem Vorbrechen aus der Zwiebel im Spätherbst. a erstes, b zweites Laubblatt, c Scheidenblatt. (Nach Areschoug.)

Die breitesten Blätter hat unter den drei besprochenen Arten *N. biflorus*. Sie sind breit lineal, bis 1.5 cm breit und 30—40 cm lang, länger als der Schaft. *N. poeticus* und *N. angustifolius* haben nur etwa schaftlange Blätter, erstere also etwa 20—45 cm hoch, letztere nur 20—30 cm. Während *N. poeticus* 5—9 mm breite Blätter besitzt, sind die von *N. angustifolius* höchstens 5 mm breit. Alle Arten haben rinnenförmige, schwach zweikielige, an der Spitze stumpf gerandete, seegrüne Blätter. Eberstaller (19) untersuchte den Querschnitt und fand, daß die Hauptbündel mit den Nebenbündeln der Unterseite in einer Reihe stehen; infolgedessen ist der durch Zerreißung und spätere Absorption von Zellwänden entstandene zentrale Hohlraum nicht, wie bei den vorigen Arten, von Stützpfeilern durchzogen,

sondern sinkt zusammen (Fig. 480 a). Die obere Nebenbündelreihe ist wieder invers. Wie alle Narzissen haben auch diese Arten einen wohlausgebildeten Raphidenapparat, der wieder peripher gelegen ist (vergl. auch Parkin 60).

Der Schaft (Fig. 480 b) ist bei den drei Arten hohl, zweikielig abgeplattet und besitzt unter der Epidermis ein Palisadenparenchym. Auch er besitzt einen Ring von großen Gefäßbündeln und einen weiter außen gelegenen aus kleineren Bündeln. Wie bei *N. pseudonarcissus* enthalten alle Teile der Pflanzen das Alkaloid Narcitin und sind daher giftig. Während jedoch *N. pseudonarcissus* zur Zeit der Mahd bereits von der Erdoberfläche verschwunden ist und daher den Wert der Wiese nicht vermindert, steht *N. poeticus* und ganz besonders *N. angustifolius* gerade um diese Zeit in voller Entwicklung und macht die Wiese daher zur Heugewinnung untauglich. Übrigens enthält *N. poeticus* auch noch Bitterstoffe, wie Ehrhardt (20) nachweist. Nach Dennert (15, S. 550) enthält auch die Blumenkrone Gerbstoffe.

Blütenstand. Der Schaft trägt an seinem Ende von einem trockenhäutigen, gelblichbraunen, etwa tütenförmigen Hochblatt eingeschlossen, die mehr oder weniger lang gestielten Blüten. *N. poeticus* und *N. angustifolius* sind normal einblütig, doch kommen mitunter auch zwei-, drei-, ja selten sogar bis siebenblütige Exemplare vor. Bei *N. biflorus* ist die normale Blütenzahl, wie schon der Name sagt, zwei. Die beiden Blütenstiele stehen dabei am Ende des stark zusammengedrückten Schaftes nebeneinander und sind ungleich lang, so daß die beiden Blüten übereinander stehen und sich dadurch nur wenig decken, obwohl beide Blüten nach der gleichen Seite gewendet sind. Je nach der, von 5—20 mm, bei *N. biflorus* bis über 30 mm variierenden Blütenstiellänge, umschließt das Hüllblatt bald nur den Blütenstiel, bald auch noch fast die ganze Perigonröhre.

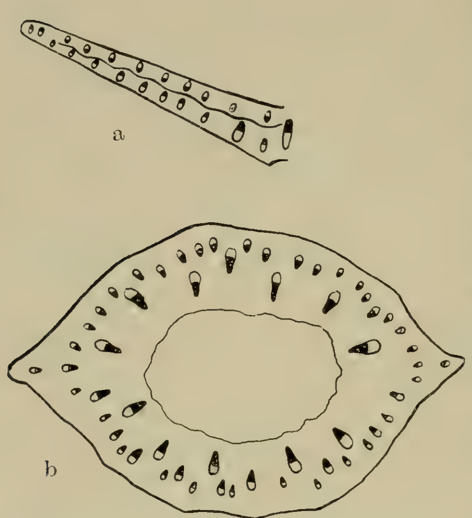


Fig. 480. *Narcissus poeticus.* a Blattquerschnitt, b Querschnitt durch den Schaft. (Nach Eberstaller.)

Morphologie und Biologie der Blüten. Die Blüteneinrichtung ist bei den drei Arten im wesentlichen vollkommen gleich. Namentlich *N. poeticus* und *N. angustifolius* sind kaum zu unterscheiden. Der Hauptunterschied liegt hier einesteils in der geringeren Größe der Blüte von *N. angustifolius*, weiters in den schmäleren, einander nicht mit den Rändern überdeckenden Perigonabschnitten und endlich in der stets stielrunden Perigonröhre dieser Art, während der Fruchtknoten und die Perigonröhre der typischen Form von *N. poeticus* gewöhnlich zweischneidig abgeplattet sind.

Alle drei Arten besitzen eine sehr enge und lange, grünlichweiße bis hellgrüne Perigonröhre, die bei *N. poeticus* und *N. angustifolius* zylindrisch bezw. abgeplattet zylindrisch ist (Fig. 481, 482) und nur an ihrem Ende sich plötzlich etwas trichterig erweitert, bei *N. biflorus* (Fig. 483) jedoch aus einer noch engeren Basis sich allmählich konisch erweitert und infolgedessen am Ende etwas weiter ist als bei den ersteren Arten. Der Übergang vom Gelb der Nebenkrone ins Grün der unteren Partien der Röhre erfolgt allmählich[1]). Die Röhre ist bei *N. poeticus*

[1]) Dennert 15, S. 514.

und *N. angustifolius* 25—33 mm lang und 5—7 mm dick, bei *N. biflorus* nur ca. 26 mm lang, an der Basis 4 mm, an der Öffnung über 5 mm weit. Sie geht in 6 milchweiße, flach ausgebreitete oder etwas nach rückwärts geschlagene Perigonzipfel über, die bei *N. poeticus* und *N. biflorus* breit eiförmig, etwa 18—26 mm lang und 15, bei *N. biflorus* mitunter über 15 mm breit, bei *N. angustifolius* etwas kleiner, schmal elliptisch und gegen die Basis etwas keilförmig verschmälert sind. Infolgedessen decken sich die Blütenhüllabschnitte am Grunde bei *N. poeticus* und *N. biflorus* mit den Rändern, während sie bei *N. angustifolius* vom Grunde aus freistehend sternförmig ausgebreitet stehen. Am Ende sind die Perigonabschnitte entweder stumpf oder sie gehen plötzlich in ein kleines Stachelspitzchen über, welches mitunter, besonders bei *N. biflorus* und *N. poeticus* in einer buchtförmigen Ausrandung des Perigonabschnittes steht. Besondere Erwähnung verdient noch die Lokalrasse *N. angustifolius* var. *Ledroensis* (Evers)[1], deren Perigonabschnitte weiß mit gelber Längsstreifung oder aber von der Blütenmitte aus zur Hälfte ganz gelb sind. Die Nebenkrone ist bei den besprochenen Arten sehr klein, nur etwa $^1/_6$ so lang wie die Perigonabschnitte, und ca. 10 mm weit, schüsselförmig, gerade abgeschnitten, am Rande etwas gekräuselt und gezähnelt. Bei *N. biflorus* ist sie blaßgelb bis orangegelb, am schwieligen, gekerbten Rande weißlich, bei den

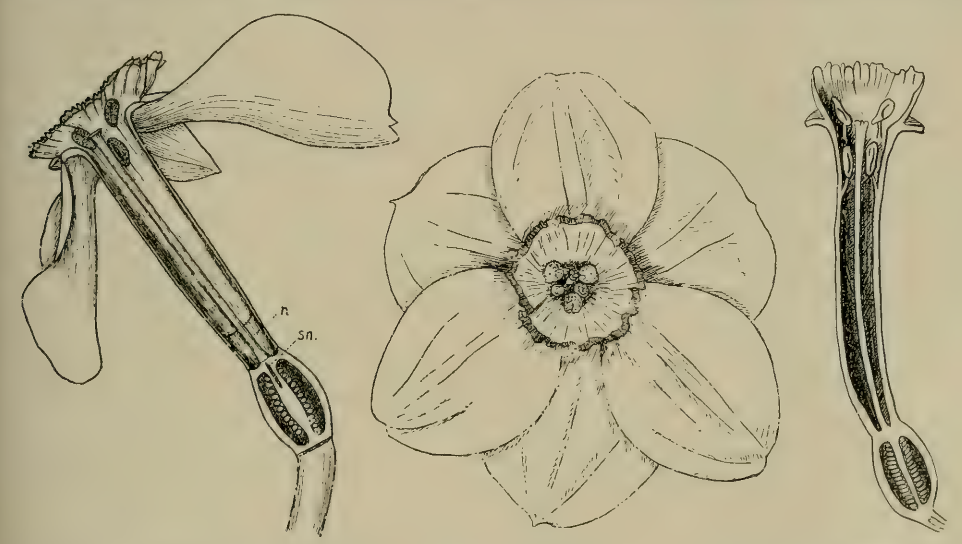


Fig. 481. Längsschnitt durch eine Blüte von *Narcissus poeticus*. n der ausgeschiedene Nektar, sn Septalnektarium. (Original K., der Fruchtknoten ergänzt B.)

Fig. 482. Blüte einer Gartenform von *N. poeticus* von vorne. (Original K., ausgeführt B.)

Fig. 483. Längsschnitt durch die Blumenkronröhre von *Narcissus biflorus*. (Nach Burbidge und Baker.)

beiden anderen Arten grünlichgelb mit trockenhäutigem, zinnoberrotem Rande, und bildet daher, besonders bei den letzteren Arten, einen auffälligen Gegensatz zur milchweißen Blumenkrone. Die rote Farbe des Saumes rührt nach Molisch (53) und Courchet (12) von kristallisiertem Carotin her, welches die Mesophyllzellen in Form einer braunorangeroten, aus Stäbchen, Prismen, Rauten, Plättchen und Körnern zusammengesetzten Masse erfüllt, nach Dennert im übrigen Teil der Nebenkrone, besonders der Wand, angelagert und z. T. deutlich netzförmig angeordnet ist[2].

[1]) Als *N. poeticus* v. *Ledroensis* Ev. in 21.

[2]) Dennert 15, S. 470.

Am Grunde der Nebenkrone im Schlund der Perigonröhre stehen die 6 länglichen, gelben Antheren in zwei Reihen. Die äußeren sind etwas kleiner und höher gelegen als die inneren, so daß sie gerade an der Grenzkante zwischen Perigonröhre und Nebenkrone zu stehen kommen, der sie sich, etwas nach außen gebogen, anschmiegen und die sie nur ca. 2 mm überragen. Die inneren Antheren stehen nicht ganz in gleicher Höhe, die oberste etwa 1.5 mm, die beiden anderen etwa 3 mm unterhalb der äußeren Staubblätter. Die Filamente sind überaus kurz, kaum 1 mm lang und der Wand der Perigonröhre eingefügt. Die Pollenkörner zeigen eine Falte und eine runzelig-netzige Exine[1]). Durch die auf der Innenseite mit einem Längsspalt aufspringenden Antheren und die zwischen ihnen stehende Narbe wird der Blüteneingang so sehr verengt, daß nur ein dünner, langer Insektenrüssel einzudringen imstande sein kann. Die Narbe ist dreilappig, nur wenig breiter als der Griffel; ihre einzelnen Lappen sind etwa schaufelartig ausgebildet und tragen am Rande die Narbenpapillen. Sie steht zwischen den äußeren (oberen) und inneren (unteren) Antheren, und zwar gewöhnlich 1 mm unterhalb der oberen Staubblätter, seltener genau zwischen diesen oder sogar etwas höher. Der Griffel ist fadenförmig, etwas dreirippig, entsprechend den drei Narbenlappen, zu denen je ein Gefäßbündel verläuft. Dicht an der Basis des Griffels münden die schmal spaltenförmigen Septalnektarien, die in den Fruchtknotenzwischenwänden, etwa von der Höhe der Anheftungsstelle der obersten Samenanlagen bis an die Griffelbasis reichen und nach Abheben der die Öffnungen verschließenden Kutikula reiche Mengen von stark süß und aromatisch schmeckendem Nektar absondern. Der Nektar erfüllt die unterste Partie der Perigonröhre etwa 5 mm hoch. Seine Menge kann jedoch noch wesentlich vergrößert werden durch Ausbildung eines histologisch und physiologisch vollkommen normalen Doppelnektariums. In einem Falle beobachtete Schniewind-Thies (71, S. 17 ff. und 44) in der Verwachsungslinie der Fruchtblätter eine aus fünf getrennten Bündeln bestehende Gruppe von Gefäßsträngen, zu deren beiden Seiten sich je ein Nektariumspalt erstreckte, in einem anderen war die Verdoppelung des Nektariums nur im mittleren Teil seiner Ausdehnung erfolgt, und zwar in senkrechter Richtung, und zwischen den beiden Spalten lag großmaschiges Parenchym.

An *N. angustifolius* beobachtete Perriraz (61 und 62), daß Formen mit zwei deutlich verschiedenen Griffellängen vorkommen, die sich auch durch die Größe der Pollenkörner unterscheiden. Er faßt diese Verschiedenheit als Heterostylie auf, doch Kirchner (Mskr.) ist der Ansicht, daß er mit dieser Auffassung zu weit gehe, da die Insertion der Staubblätter nur unbedeutende Unterschiede zeigte. Kreuzungsversuche zwischen den beiden Formen mißlangen, wie Perriraz meint, infolge der Neigung der Pflanze zu vegetativer Vermehrung.

Eine Verschiedenheit in der Griffellänge konnte auch ich an zwei, leider von weit entfernt voneinander liegenden Standorten stammenden Exemplaren von *N. angustifolius* beobachten. Während weitaus die größte Zahl der Exemplare, die ich sah, durchaus den oben geschilderten Maßen entsprachen, hatte ein Exemplar einen auffallend langen, ein zweites einen besonders kurzen Griffel. Das langgriffelige Exemplar (Abb. 484) besaß einen für diese Art auffallend kurzen und ca. 5 mm langen Blütenstiel. Infolgedessen wurde nicht allein dieser und der Fruchtknoten, sondern auch fast die ganze Perigonröhre vom Hüllblatt eingeschlossen. Diese war 25 mm lang, wie überhaupt die ganze Blüte, durchaus normal ausgebildet und dimensioniert. Nur der Griffel besaß die auffallende Länge von 30 mm, so daß die Narbe nicht allein nicht zwischen den beiden Antherenkreisen zu liegen kam, sondern sogar die 4 mm hohe Nebenkrone um 1 mm überragte, also ganz frei vor der Blüte stand. Der Griffel lief allmählich in die drei etwa löffelförmig nach außen gewandten Narbenlappen

[1]) H. Fischer 45.

aus, an deren Rändern die kurzen, dicklichen Narbenpapillen saßen. Das zweite abnorme Exemplar (Abb. 485) saß an einem ca. 2 cm langen Blütenstiel. Auffallend war hier vor allem die 33 mm betragende Länge der Röhre, im Gegensatz zum Griffel, der nur 25 mm lang war, also mit der Narbe die gleiche Distanz vom Blütengrunde hatte, wie bei voriger — und auch einer normalen Blüte — der obere Antherenkreis. Die Narbenlappen waren hier nicht nach außen gewendet, sondern steil aufrecht röhrenartig, mit wenigen dicken Narbenpapillen am Rande, die Narbe kaum dicker als der Griffel. Man hätte können den Eindruck der Unfruchtbarkeit der Blüte

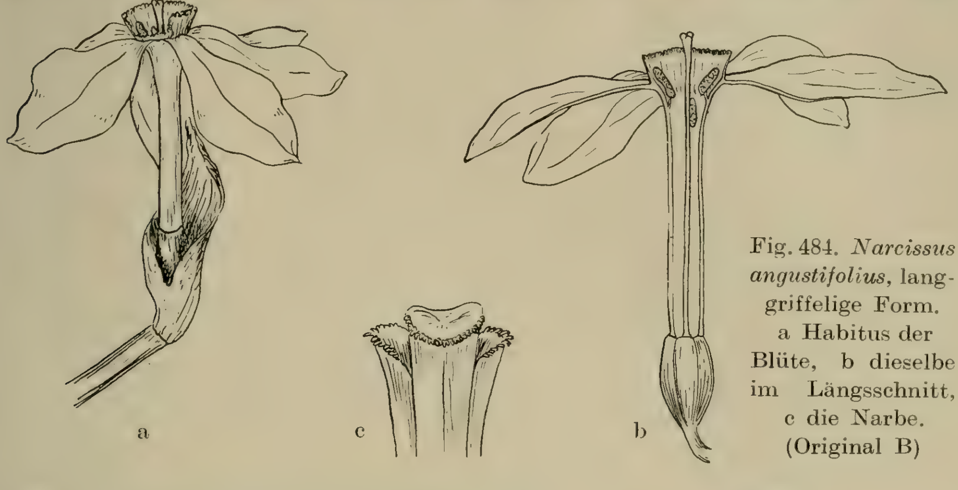


Fig. 484. *Narcissus angustifolius*, langgriffelige Form. a Habitus der Blüte, b dieselbe im Längsschnitt, c die Narbe. (Original B)

gewinnen, wäre nicht der Fruchtknoten wohlausgebildet und sehr dick, anscheinend schon im Wachsen begriffen gewesen. Die Antheren standen alle in einem einzigen Kreis, genau an der Mündung der Blumenkronröhre, wo sonst nur der obere Ring steht. Diese Blüte war auch noch in anderer Hinsicht abnorm, indem sie in Perigon- und Staubblattkreis pentamer war, eine allerdings bei Narzissen ziemlich häufige Erscheinung. Bei beiden untersuchten Blüten war normal ausgebildeter Pollen, ohne Unterschied der Pollengröße, festzustellen. Haben wir es hier — namentlich bei der kurzgriffeligen — mit zwei Blüten von abnormalem Verhalten zu tun, so erscheint doch die Tatsache auffallend, daß die Lage der Antheren der langgriffeligen Blüte so genau mit der Griffellänge der kurzgriffeligen Form und, weniger genau, aber doch nicht allzustark verschieden, umgekehrt die Narbe der langgriffeligen mit dem Abstand der Antheren der kurzgriffeligen Blüte übereinstimmt. Es scheint mir daher die Annahme berechtigt, daß, ganz besonders bei dieser Art, in der Variation der Blüte eine starke Neigung zur Heterostylie herrscht, wenn sie auch derzeit gewissermaßen noch nicht über ein „Versuchsstadium“ herausgegangen ist. Direkt von Heterostylie zu sprechen, scheint mir nach meinen Beobachtungen in der Tat nicht am Platze zu sein.

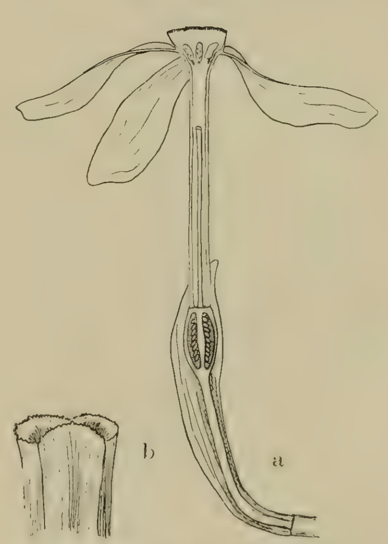


Fig. 485. Eine kurzgriffelige pentamere Blüte von *Narcissus angustifolius*. a Längsschnitt, b die Narbe. (Original B)

Infolge einer Krümmung des Blütenstieles, die bereits in einem sehr frühen Knospenstadium erfolgt, stehen die stark nelkenähnlich duftenden Blüten aller drei Arten wagerecht oder etwas schräg aufwärts, nur selten aber leicht abwärts geneigt. Infolgedessen können die durch die kurze Nebenkrone nur wenig gedeckten Bestäubungsorgane bei windigem Regenwetter leicht vom Regen getroffen werden. Dies gilt namentlich für die oberen Antheren, während sowohl die Narbe, als besonders die innerhalb der engen Röhre liegenden unteren Antheren vermutlich in der Regel schon dadurch hinreichend geschützt sind, daß ein Regentropfen, von der Nebenkrone aufgefangen, den Schlund der Perigonröhre luftdicht abschließt und daher selbst nicht in diese eindringen kann, sondern außen haften bleibt. Das Perigon selbst ist nur schwer benetzbar. Der Blütenstaub ist jedoch auch noch dadurch geschützt, daß er gegen Nässe ziemlich widerstandsfähig ist.

Die Blüten sind schwach proterogyn, da die Narbe beim Aufgehen der Knospe bereits empfängnisfähig ist, die Antheren jedoch noch geschlossen sind. Dieses erste Stadium dauert eine Stunde. Dann öffnen sich die Antheren an der Innenseite durch einen Längsspalt, der, an der Antherenspitze beginnend, allmählich durch die ganze Antherenlänge fortschreitet. Auch in diesem zweiten Stadium ist jedoch Autogamie noch immer unmöglich, da zunächst die Pollenbehälter nur oben weit klaffen, gegen die Basis zu jedoch, wo die Antheren der Narbe anliegen, zwar schon aufgerissen sind, jedoch aus dem Spalt noch kein Pollen hervorquillt. Ganz an der Basis sind sie überhaupt noch geschlossen. Führt in diesem Stadium ein Insekt seinen Rüssel in die Blüte ein, so streift es den etwa von einer anderen Blüte mitgebrachten Pollen an den drei schaufelförmigen Narbenlappen ab und behaftet den in den Nektar getauchten und daher etwas klebrigen Rüssel beim Zurückziehen aus dem Blütengrund an den klaffenden Spitzen der Antheren mit neuem Blütenstaub, ohne dabei, wenigstens in der Regel, Selbstbestäubung zu veranlassen. Endlich tritt die Anthere in ein drittes Stadium; der Riß der Pollenbehälter erweitert sich immer weiter abwärts und gleichzeitig schrumpfen die Antheren so stark zusammen, daß sie sich von ihrer Länge von bis zu 11 mm vor dem Aufplatzen auf 4 mm verkürzen. Durch diese starke Verkürzung wird der Blütenstaub aus den Pollensäcken allmählich mehr und mehr hervorgepreßt und bettet schließlich die zu dieser Zeit noch empfängnisfähige Narbe vollständig ein, so daß unbedingt Autogamie eintritt.

Der Blüteneinrichtung nach gehören die besprochenen drei Arten dem ausschließlich falterblütigen dritten Typus nach Loew an. Die lange, ohnehin enge Blumenkronröhre wird durch die Antheren noch weiter verengt, so daß nur ein Schmetterling mit seinem Rüssel eindringen kann. Die bis 7 cm im Durchmesser große reinweiße Blumenkrone stellt im Kontrast mit der gelben, bei *N. poeticus* und *N. angustifolius* noch rot gerandeten Nebenkrone einen vorzüglichen Schauapparat dar. Nach Knolls Versuchen mit dem Taubenschwanz (43, S. 307) gehört die Blüte von *N. poeticus* — und natürlich ebenso den beiden anderen Arten — nach dem Verhalten von *Macroglossa* sowohl der „Weißgruppe" durch ihr weißes Perigon als auch der „Gelbgruppe" durch die Nebenkrone an. Kerner (Mskr.) hält die Nebenkrone wohl auch für eine Zielscheibe für heranfliegende Insekten, doch meint er, daß sie ebenso als Schutzdach für den Pollen bezw. die Antheren gegen Regen diene. Damit will er auch die geneigte Lage der Blüte in Zusammenhang bringen, da, wie er sagt, für die von der Höhe herabfliegenden Lepidopteren ein nach oben gewandtes Perigon ebensogut zugänglich und von oben sichtbar sein würde, wie ein seitwärts gewandtes. Daß der Schutz, den die Nebenkrone gegen Regen gewährt, ein recht geringer ist, die Blüte vielmehr in der Widerstandsfähigkeit des Pollens einen viel sichereren Schutz besitzt, wurde bereits oben dargelegt. Anderes ist jedoch in Bezug auf die Blütenneigung zu beachten. Kerner faßt, wie schon aus dem Ausdruck „von der Höhe herabfliegende Lepidopteren" hervorgeht, nur Tagfalter ins Auge,

ohne die Länge der Blumenkronröhre zu berücksichtigen. Für diese Lepidopteren wäre die nach aufwärts gerichtete Blüte allerdings sogar die einzig günstige, da sie gewohnt sind, sich auf der besuchten Blume niederzulassen. Doch können diese infolge der Länge der Perigonröhre kaum jemals den Nektar erreichen, da ihre Rüssellänge nur selten mehr als höchstens 20 mm beträgt. Daher muß man, obwohl unmittelbare Beobachtungen nicht vorliegen, annehmen, daß nur Sphingiden als Besucher und Bestäuber in Frage kommen, die ihren langen Rüssel leicht bis an den Blütengrund einführen können. Für Anpassung an die in der Dämmerung fliegenden Schwärmer spricht vor allem auch der starke Duft, den die Narzissen mit den meisten Schwärmerblumen gemeinsam haben, und endlich auch die Farbe der Blüten. Auf der weißen, auch in tiefer Dämmerung gut sichtbaren Blüte erscheint die gelbe Nebenkrone in der Dämmerung als tief dunkler Fleck, ist also auch für die nächtlichen Besucher ein wirksames Saftmal. Anderseits wirkt sie auch bei Tageslicht als guter Kontrast zur weißen Blumenkrone und kann daher auch die bei Tag fliegende *Macroglossa* anlocken. Die im Schwirrflug saugenden Sphingiden kommen jedoch niemals von oben. Eine nach oben gewandte Blume ist für sie sogar recht schwer auszubeuten. Der Schwärmer stößt daher in horizontaler Richtung gegen die beflogene Blüte vor, und schwirrt vor, höchstens schräg unter derselben, während er saugt. Demnach haben wir die horizontale Lage der Blumenkronröhre in erster Linie als Vollendung der Anpassung an Schwärmerbesuch aufzufassen, wenn sie auch tatsächlich zugleich einen besseren Schutz vor Regen gewährt, als ihn eine aufrechte Blüte bieten würde[1]).

Bildungsabweichungen. Abgesehen von den an Heterostylie anklingenden Variationen und der ziemlich häufigen Pentamerie, kommen noch andere abnorme Ausbildungen vor. So zeigte Hollick im Torrey Botanical Club (40) eine im Garten gewachsene Abnormität von *N. poeticus*, bei der die meisten Petalen aufgerollt waren und in eine unvollkommene Anthere übergingen. Durch gärtnerische Zuchtwahl und z. T. wohl auch durch Bastardierung sind zahlreiche, teilweise auffallend großblütige Gartenformen erzogen worden, die mitunter als Gartenflüchtlinge gefunden werden. Ebenso kommen gefüllte Formen, die innerhalb des Perianths oft eine große Anzahl — nach Baillon (15) bis 39 — petaloide Bildungen besitzen, besonders in der Gartenkultur vor.

Periodizität, Fruchtentwicklung. Wenige Wochen nach der Blüte hat die Pflanze mit der Fruchtreife ihre Vegetationsperiode beendet und verschwindet von der Oberfläche. Schon im Juni hat sich jedoch der nächstjährige Trieb zu entwickeln begonnen, so daß ein tatsächlicher Stillstand erst durch den Frost bedingt wird, in frostfreien Gegenden jedoch — z. B. in Dalmatien — schon im Februar die Blüte beginnt. Die Frucht ist eine eiförmige Kapsel, an der noch lange Zeit der Rest der Perigonröhre haftet.

11. N. Tazetta L. Zweifarbige Tazette.

12. N. neglectus Ten.

13. N. polyanthus Lois. Weiße Tazette.
(Sect. V. Hermione Herb.)

Alle drei hierhergehörigen Arten, die untereinander sehr nahe verwandt sind, sind ausgesprochen südeuropäisch-mediterran und gedeihen im eigentlich mitteleuropäischen Klima auch in Gartenkultur schlecht. Sie werden jedoch bei uns gerne als Treibstauden gezogen, da ihre Blütezeit gerade in unsere Wintermonate fällt.

[1]) Zur Blütenbiologie und Ökologie vergl. ferner: Sprengel 174; Delpino 32; Kirchner 97; Kirchner 42 und Manuskript; Kerner 95 und Manuskript; Loew 118; Lidforß 112; Raunkiaer 154; Fischer, H. 45.

Namentlich die ersten beiden Arten sehen einander sehr ähnlich, hauptsächlich weicht *N. neglectus* von der typischen Tazette durch den aus der Blumenkronröhre nicht hervorragenden Griffel ab. Ferner steht den beiden *N. polyanthus*, obwohl auch diese Art von manchen Autoren als Subspezies von *N. Tazetta* sensu latiore aufgefaßt wird (vergl. Baker 6 und Fiori 24).

Charakterisiert ist diese Gruppe dadurch, daß der Schaft stets mehrere, 3 (bei *N. neglectus*) bis 20 (*N. polyanthus*) Blüten trägt, die viel kleiner sind als jene der vorigen Gruppe und namentlich eine nur etwa 15 mm lange, am Ende etwas erweiterte Perigonröhre besitzen, die es auch langrüsseligen Apiden ermöglicht, den Nektar zu erreichen. Die Perigonabschnitte sind, wie bei den vorbesprochenen Arten, radförmig ausgebreitet, die becherförmige bis glockige, ziemlich große Nebenkrone besitzt keinen trockenhäutigen, anders gefärbten Rand.

Verbreitung. Die „Tazetten", wie die ganze Artengruppe kurz genannt wird, sind von den Kanarischen Inseln über Spanien, Südfrankreich, Italien und die Italienischen Inseln, Dalmatien bis Kleinasien und Syrien verbreitet. Das Hauptgewicht der Verbreitung liegt in Südeuropa, namentlich Spanien, Südfrankreich und Italien. Ihre außerordentliche Variabilität hat zur Unterscheidung von etwa 100 (Unter-)Arten geführt, die zum Teil nur ganz beschränkte Areale bewohnen, und im ganzen nur schwer zu unterscheiden sind. Daraus folgt eine große Verwirrung der Artbegrenzung und weiter eine fast ebenso große Unklarheit über die tatsächliche Verbreitung der einzelnen Arten. Nur die drei genannten Arten kommen im mitteleuropäischen Gebiet vor, und auch diese dringen nur mit ihren äußersten, vielleicht sogar nur auf Verwilderung beruhenden Vorposten in seine südlichsten Grenzgebiete ein. *N. Tazetta* s. str. finden wir außer in der Provence, an der Riviera und in Italien, auch in der Provinz Vicenza und im ehemals österreichischen Küstenlande, auf Istrien, südwärts von Parenzo, endlich noch mehrfach in Dalmatien und auf den dalmatinischen Inseln. *N. polyanthus* wird gleichfalls aus der Provence angegeben, wo sie bei Toulon, Le Luc und Cannes gefunden wird, kommt weiters in der Provinz Brescia am Gardasee und endlich im Küstenland, in Dalmatien und auf der Insel Lesina vor. Fiori (24, S. 288—290) hält sie nur in Südfrankreich, Spanien, Dalmatien und vielleicht Griechenland für autochthon. Ihre Standorte in Istrien bei Rovigno, Verona, Brescia, Nizza, Pogli und auf Korsika bei Bastia betrachtet er als Verwilderungsstandorte. *N. neglectus* endlich, die von manchen Autoren mit dem äußerst ähnlichen *N. papyraceus* Ker-Gawl. vereinigt, von Ascherson u. Graebner[1]), Baker (6) und anderen als Unterart von *N. Tazetta* betrachtet wird, während Fiori in ihr „*N. Tazetta α typicus*" sieht, wird von Ascherson u. Graebner nur für Antibes an der Riviera und für Istrien angegeben (auf die Gesamtverbreitung ist in der Synopsis der mitteleuropäischen Flora ja nicht Rücksicht genommen), während sie nach Fiori in Istrien, Ligurien, Mittel- und Süd-Italien und dessen Inseln vorkommt und hie und da in Norditalien eingebürgert ist. Es wäre ein müßiges Beginnen, wollte man in Anbetracht dieser Unklarheiten daran gehen, für jede dieser Unterarten von *N. Tazetta* sensu latiore ein bestimmt begrenztes Areal festzustellen.

Standorte. Im Gegensatze zu den Vertretern der vorigen Narzissen-Gruppe sind die Tazetten Trockenheit liebende Pflanzen. Abgesehen von ihrem Vorkommen auf Kulturboden findet man sie auf Hügeln, auf trockenen Wiesen und an grasigen Abhängen. Ihr Wärmebedürfnis ist ziemlich groß, so daß sie in unseren Breiten auch als Gartenpflanzen nicht gut gedeihen.

Bau der Zwiebel. Irmisch (41, S. 10ff.) untersuchte die Zwiebel von *N. Tazetta* (Fig. 486—488) und fand bei dieser zwar das gleiche Prinzip im Aufbau, wie bei den bisher besprochenen Amaryllidaceen, nämlich die terminale Lage der Triebknospe

[1]) Ascherson u. Graebner, Synopsis der mitteleur. Fl. l. c.

Fig. 486. *Narcissus Tazetta.* Zwiebel. I Trieb der Mutterzwiebel, II ältester, III jüngster Seitentrieb. A die Blütenschäfte. (Nach Irmisch.)

Fig. 488. *Narzissus Tazetta.* a Diagramm der Zwiebel von Fig. 486, b die zwisch x—x liegenden Triebe I und III in genauer Ausführung. (Nach Irmisch.)

und Achselständigkeit des Blütenschaftes, doch finden sich bei der Tazette sehr bedeutende Abweichungen vom Grundtypus der Narzissenzwiebel. Dies macht sich schon äußerlich an alten Zwiebeln bemerkbar, indem bei der Tazette meist mehrere Triebe mit je einem Blütenschaft aus einer Zwiebel hervorgehen. Die Zwiebel ist groß, bis etwa 7 cm im Durchmesser, und ist äußerlich weniger glatt und fest, als die anderen Narzissenzwiebeln. Ihre Außenhäute sind ziemlich hellbraun, sehr mürbe und verkleben leicht miteinander. Die Wurzeln sind ziemlich dünn, ihre Zahl nicht sehr groß, nur etwa 40. Mehrere abgestorbene Schalen, in deren Achseln man bisweilen noch die Knospe einer Nebenzwiebel finden kann, halten die frischen Triebe, die von ihnen umschlossen werden, zusammen. Der stärkste Trieb steht in der Mitte. Er ist der eigentliche Haupttrieb, der Terminalsproß



Fig. 487. *Narcissus Tazetta.* Trieb I und III aus voriger Figur nach Entfernung der gemeinsamen Hüllen. A Rest des vorjährigen Blütenschaftes, x die vordere Hälfte des in zwei Schuppen verwandelten Mutterblattes von A. (Nach Irmisch.)

der Mutterzwiebel. Um ihn und den ihm zunächst stehenden schwächsten Seitentrieb legen sich ebenfalls gegen 5—6 Schalen, deren äußerste ebenfalls schon vertrocknet sind, während die inneren nur oben einen vertrockneten Rand besitzen, sonst aber noch mehr oder minder saftig sind. Der zweite, weiter entfernte Seitentrieb ist also nur mehr in ziemlich loser Verbindung mit der Mutterzwiebel und wird, nach vollständiger Verwesung der äußersten Hüllen bereits selbständig. Zwischen ihm und den die beiden inneren Triebe umschließenden Scheiden steht nicht nur der Rest eines Blütenstengels, sondern auch dieser war noch von vier älteren, rings geschlossenen Scheiden, deren äußerste schon trocken war, umgeben. Nach Entfernung aller, die innersten Triebe umhüllenden älteren Zwiebelschalen findet man zwischen dem Haupttrieb (I) und dem neben ihm stehenden Nebentrieb (III) den Rest des vorjährigen Blütenstengels in Form eines breiten und ziemlich dicken, gegen die Basis zu sogar fleischigen Körpers, der etwa 5 cm und darüber hoch und am Ende abgestorben ist. Beiderseits von diesem Stengelrest steht je eine bald schmale, bald breitere Schuppe, die zusammen, wie wir später sehen werden, dem Tragblatt des Schaftes entsprechen. Der Haupttrieb (I) eilt den beiden anderen in der Entwicklung voraus und entfaltet daher die Blätter zuerst. Er beginnt mit 2—3, selten 4 Scheidenblättern, von denen das äußerste meist einen rings gleich hohen Rand besitzt, während die weiteren schräg abgestutzt sind. Diese Scheidenblätter sind rings geschlossen und an der Basis fleischig zu Zwiebelschalen verdickt. Ebenso sind die darauf folgenden Laubblätter an der Basis (Scheide) rings geschlossen und fleischig; gewöhnlich werden 3—4 Laubblätter entwickelt. Auf diese folgt alternierend das Mutterblatt des Blütenstengels, welches für gewöhnlich in verschiedener Weise reduziert ist. Am Hauptsproß der von Irmisch beschriebenen Zwiebel war es eine etwas höhere Schuppe. Zwischen dieser Schuppe und dem Blütenschaft steht in der Achsel des Mutterblattes eine unterständige Beiknospe, die verschiedenartig ausgebildet sein kann und in der Regel eine Laubknospe ist, aus der sich im nächsten Jahre ein Seitentrieb, wie der innere (III.) der besprochenen Zwiebel entwickelt. Terminal steht im innersten Teil der Zwiebel der nächstjährige Hauptsproß. Ebenso wie im Haupttrieb ist auch der Aufbau des inneren Seitentriebes, nur fand Irmisch hier außer der Beiknospe neben dem entwickelten Blütenstengel noch einen ganz niedrigen Körper mit einem wulstigen Ringe unter dem abgerundeten Ende, den er für einen in den ersten Entwicklungsstadien zurückgebliebenen Blütenschaft anspricht, welcher gleichfalls einer unterständigen Beiknospe seine Entstehung verdankt. Unabhängiger, sonst aber durchaus gleichartig gebaut ist auch der zweite, äußere Nebentrieb. Verschieden war jedoch bei dem von Irmisch beschriebenen Exemplar auch hier das Mutterblatt des Blütenschaftes (Fig. 489). Mit seinen verschiedenen Ausbildungsformen haben wir uns nun noch näher zu beschäftigen. In der am stärksten reduzierten Form tritt das Mutterblatt des Blütenstengels als eine ganz niedrige, fast bandartige Schuppe auf, die mit dem innersten Laubblatt alterniert und den Blütenschaft auf einer Seite umgibt und dadurch ihren morphologischen Charakter zu erkennen gibt. Irmisch fand diese Ausbildungsform an dem innersten und zugleich schwächsten Nebentrieb (III.) der beschriebenen Zwiebel. An diesem niedrigen Gürtel kann nun ein Seitenrand des Mutterblattes in Form einer Schuppe, die sich zahnartig über den Gürtel erhebt und seitlich vom Blütenschaft steht, erhalten bleiben, oder aber es entwickelt sich aus jedem der beiden Seitenränder eine derartige Schuppe, die dann durch den mehr oder minder niedrigen Saum, welcher den Schaft halb umfaßt, miteinander in Verbindung stehen und ihre Zusammengehörigkeit dadurch zu erkennen geben. Der verbindende Saum kann nun aber auch so niedrig werden, daß er mit freiem Auge nicht mehr zu erkennen ist, in diesem Falle finden wir, wie oben beschrieben, auf beiden Seiten des Blütenstengels je eine mehr oder minder große Schuppe, deren Bedeutung ohne Kenntnis ihrer Entstehung nicht ohne wei-

teres verständlich ist. Weiters kann der Fall eintreten, daß von diesen beiden, je einem Blattrand entsprechenden Niederblättern noch eines ganz verschwindet, so daß schließlich nur auf einer Seite des Schaftes eine Schuppe steht, die in einen, mit freiem Auge unbemerkbaren Saum übergeht. Eine weitere Art der Ausbildung lernten wir an dem oben beschriebenen Hauptsproß kennen, bei welchem das ganze Tragblatt zu einer mehr oder minder hohen, auch in der Mediane ausgebildeten Schuppe reduziert ist. Irmisch spricht auch die Überzeugung aus, daß in manchen Fällen das Tragblatt ein normales Laubblatt ohne geschlossene Scheide sein kann.

Ebenso variabel, sowohl im Hinblick auf die Stellung als auch auf die Ausbildung, ist auch die mit dem Blütenstengel in einer gemeinsamen Blattachsel auftretende Beiknospe, die nur selten überhaupt nicht angelegt wird. Dieser fällt in der Regel die Aufgabe der vegetativen Vermehrung der Zwiebel zu. Irmisch gibt für ihre Stellung drei Grundtypen an. In einem Falle stand das erste Blatt mit dem höchsten Teil seines Oberrandes mehr seitwärts vom Mutterblatte, das zweite mehr dem Blütenstengel zugewendet, aber nicht gerade vor ihm, sondern mit dem höchsten Punkt seines Randes etwas seitlich verschoben; das dritte Blatt endlich stand wieder mit seiner Rückseite nach vorn vor dem Mutterblatt. Beim zweiten Typus war das erste Blatt etwa 2.5 cm hoch und ungeschlossen; die ungeschlossenen Ränder lagen gegen den Blütenschaft gewendet, wobei ein Rand etwas über den anderen griff. Die Mediane schien auch hier etwas seitlich verschoben zu sein. Das zweite Blatt war ein ziemlich hohes Scheidenblatt, welches mit der Rückseite fast genau vor dem Blütenstengel lag, und das dritte Blatt stand wieder genau vor dem Mutterblatt. Im dritten Falle endlich begann die Beiknospe mit einem dünnhäutigen, linealen und ungeschossenen Blatt, welches nach hinten gelegen war. Das zweite Blatt stand seitlich und das dritte endlich wieder mit der Rückseite seiner Mediane nach vorne dem gemeinsamen Tragblatt der Beiknospe und des Blütenschaftes zugewendet. In Bezug auf die Ausbildung kann die Beiknospe entweder eine Blattknospe sein, wie es bei den eben beschriebenen Fällen war, sie kann aber auch, ohne Blattorgane auszubilden, sich zu einem zweiten Blütenstengel entwickeln, der jedoch häufig nicht die Kraft zu voller Ausbildung besitzt und in ganz jungem Zustand bereits das Wachstum einstellt. Eine interessante Entwicklung, die mit dem zweiten Typus in Zusammenhang zu stehen scheint, fand Irmisch bei der Beiknospe des beschriebenen Haupttriebes. Hier war der eine Seitenrand des ersten Blattes unter den anderen gerollt, so daß er vom äußeren Rand über eine größere Strecke bedeckt wurde und das Blatt mit seiner Insertion fast zwei vollständige Windungen beschrieb. Die eine Seite des Oberrandes lag etwas höher und Irmisch spricht darum die Meinung aus, daß dieses erste Blatt

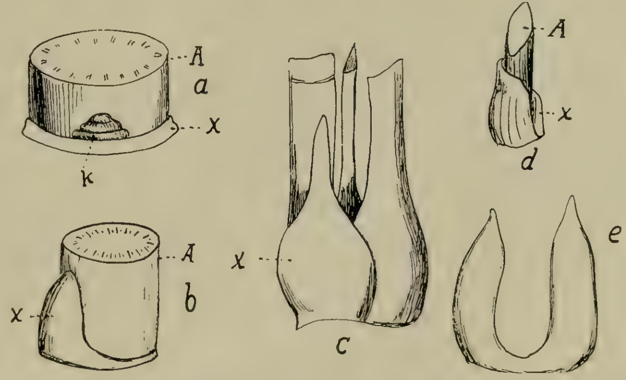
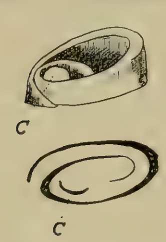


Fig. 489. *Narcissus Tazetta.* Verschiedene Ausbildungsformen des Tragblattes x des Blütenschaftes A. a saumartig, ohne schuppenartigen Rest; b Saum mit einseitiger Ausbildung einer Schuppe; c einseitige große Schuppe ohne umfassenden Saum; d rings umgreifendes Niederblatt; e beiderseitige schuppenförmige Ausbildung mit breitem Verbindungssaum; k Anlage der Adventivknospe. (Nach Irmisch.)

durch Verschmelzung der ersten zwei Blätter entstanden sei. Das nächste Blatt wendete dem Mutterblatt seine Rückenfläche zu (Fig. 490).

Wenn auch die vegetative Vermehrung normalerweise durch die neben dem Blütenschaft liegende Beiknospe erfolgt, so können doch auch in den Achseln anderer Blätter Nebenzwiebeln angelegt werden, doch ist diese Art der Vermehrung nicht häufig anzutreffen.

Die Frage, wieso die Tazettenzwiebel mehrere blühfähige Sprosse in einer Zwiebel vereinigt, läßt sich also meines Erachtens auf zweierlei Wegen und zwar morphologisch, aber auch biologisch erklären. In allen bisher besprochenen Fällen war die Nebenzwiebel der Axillarsproß eines der weiter außen gelegenen Laub- oder gar Scheidenblätter. Da nun überdies die meisten der bisher besprochenen Amaryllidaceen in mehr oder minder feuchtem Boden wuchsen, war auch die Verwesung der abgestorbenen Hüllblätter eine ziemlich rasche, und der an und für sich weiter peripher gelegene Nebensproß wurde daher bald gänzlich von der Mutterzwiebel getrennt, was durch die Tätigkeit der Zugwurzeln bei den vorbesprochenen Narzissen noch weiter beschleunigt wurde; nur in dem bei *Galanthus* normalen Falle, daß zwei Blätter des gleichen Jahrganges Nebenzwiebeln in der Achsel entwickelten, konnte es vorkommen, daß drei Triebe aus einer gemeinsamen Zwiebel entspringen, sonst fand man neben dem Haupttrieb bloß immer einen, eben den jüngsten Nebensproß, in einer Zwiebel vereinigt. Bei der Tazette jedoch ist der Seitensproß so weit zentral gelegen, daß ein größerer Zeitraum erforderlich ist, um die Nebenzwiebel durch Verwesung der gemeinsamen Hüllen loszulösen, wodurch gewöhnlich drei Sprosse an einer Zwiebel entstehen können, trotzdem jährlich — normalerweise — nur ein neuer Nebensproß angelegt wird. Daß dabei schon der jüngste Nebensproß fähig ist, einen Blütenschaft zu bilden, hängt jedenfalls auch mit der innigen Verbundenheit mit dem kräftigen Haupttrieb zusammen und kann auch sonst bei vegetativer Zwiebelvermehrung häufig beobachtet werden. Biologisch erklärt sich die Verbindung mehrerer Zwiebeln aus der Trockenheit des Standortes der Tazetten. Schon der Umstand, daß die Trockenheit die Verwesung der Hüllen verlangsamt, muß in Betracht gezogen werden. Die Hüllen verfaulen eigentlich nicht, sondern werden mit der Zeit mürbe. Bei den früher besprochenen Narzissen sahen wir aber auch, daß die Trennung der Tochterzwiebeln von der Mutterpflanze sozusagen gewaltsam durch die Tätigkeit der schräg nach außen verlaufenden Zugwurzeln gefördert wird. In feuchtem und daher nachgiebigem Boden ist dies nun leicht möglich, im trockenen, oft steinigen Grund, den die Tazetten bewohnen, ist aber der Widerstand, den die Erde bietet, so groß, daß eine derartige Trennung, wenn überhaupt, so nur im Verlaufe eines größeren Zeitraumes möglich wäre. Irmisch's Angabe von der relativ geringen Zahl und Dicke der Wurzeln lassen den Gedanken aufkommen, daß Zugwurzeln überhaupt nicht ausgebildet seien, da diese ja in der Regel ziemlich dick sind, doch liegen darüber noch keine Beobachtungen vor.



Fig, 490. Abnorme Ausbildung des ersten Blattes einer Adventivknospe von *Narcissus Tazetta*; Habitus und Diagramm. c das zweite Blattorgan (Nach Irmisch.)

Sämtliche Zwiebelschalen, auch die bereits abgestorbenen, enthalten zahlreiche, in regelmäßigen Längsreihen — besser gesagt Schläuchen — liegende Raphidenbündel, also den bei den Amaryllidaceen gewöhnlich auftretenden Raphidenapparat. Die noch lebenden Schalen enthalten Stärke und, wie die ganze Pflanze, Giftstoffe (Alkaloide).

Laubblätter. Die Blätter der drei besprochenen Arten sind etwa 30—50 cm lang und bis 2 cm breit, lineal und am Rücken zweikielig, mitunter auch dreikielig. Die beiden seitlichen Kiele sind eigentlich nur die Kanten einer breiten Rücken-

Lebensgeschichte
der
Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Gegründet von

DR. O. VON KIRCHNER †
Professor der Botanik an der landw. Hochschule Hohenheim

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der eidgen. techn. Hochschule Zürich.

Fortgeführt von

DR. W. WANGERIN
Professor der Botanik an der techn. Hochschule Danzig-Langfuhr

DR. C. SCHRÖTER
Alt-Professor der Botanik in Zürich.

Lieferung 40.
Band I, 3. Abteilung, Bogen 51—56:
Amaryllidaceae (Schluß). Mit 17 Abbildungen. (Von F. Buxbaum.)
Iridaceae. Mit 58 Abbildungen. (Von F. Buxbaum.)

STUTTGART 1931.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Printed in Germany

versteifung, in deren Mediane noch ein dritter, schwach vortretender Kiel vorkommen kann. Der Bau des Blattes von *N. Tazetta* wurde von Arber (1 und 2) und Eberstaller (19) beschrieben, ohne daß jedoch eine vollständige Übereinstimmung der beiden Beschreibungen vorliegt(Fig. 491 a). Diese Tatsache kann man jedoch bei der Vielförmigkeit der Tazetten leicht begreifen, in den wesentlichen Punkten stimmen die beiden Autoren überein. In beiden Fällen finden wir wieder eine zentrale Querreihe von größeren Hauptbündeln und einen näher unter der Epidermis angeordneten Ring kleiner Nebenbündel, die in der der Blattoberseite genäherten Reihe wie bei den bisherigen Narzissen invers stehen. Das von Arber beschriebene und abgebildete Blatt ist verhältnismäßig dick, der Rückenkiel sehr breit. Dadurch sind die beiden Nebenbündelreihen weit voneinander und von den nur in geringer Zahl vorhandenen Hauptbündeln entfernt, und das Blattinnere ist von großen, unregelmäßig angeordneten Lakunen durchsetzt. Eberstaller hingegen stellt ein dünnes Blatt dar, dessen Rückenversteifung kaum merklich, fast nur durch die beiden Seitenkiele angedeutet ist. Hier fehlen die Zerreißungen im Mesophyll und die drei Bündelreihen sind einander sehr stark genähert. Eine Ausnahmestellung im Blattbau nimmt zwar nicht — *N. polyanthus* selbst, jedoch der ihm sehr nahestehende — von manchen Autoren mit ihm vereinigte — *N. papyraceus* ein (Fig. 491 b); das äußerlich den anderen Narzissenblättern ähnliche, mit zwei wenig

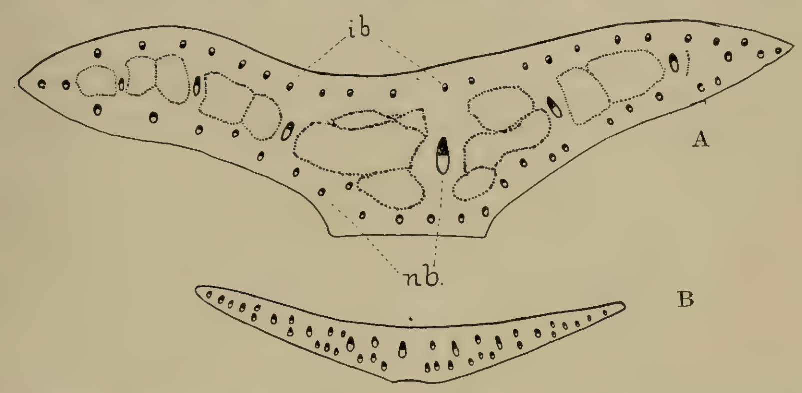


Fig. 491. Blattquerschnitt, A von *Narcissus Tazetta* (nach Arber), B von *Narcissus papyraceus* (nach Eberstaller), nb normale, ib inverse Gefäßbündel. (Gefäßteil der Bündel schwarz ausgefüllt.)

ausgeprägten Rückenkielen versehene flache Blatt besitzt hier zwar auch drei Gefäßbündelreihen, doch ist hier keine Reihe invers, sondern auch die Stränge der Oberseite wenden ihr Xylem nach oben. Das Blatt von *N. papyraceus* ist, wie jenes von *N. Tazetta* und *N. neglectus*, stark graugrün. *N. polyanthus* hat hingegen grasgrüne[1]) Blätter, nach Fiori (24) grauliche („glaucescenti") Blätter und unterscheidet sich durch diese wie durch seinen fast stielrunden Stengel von *N. papyraceus*.

Blütenschaft und Blütenstand. Die Tazetten blühen, je nach Lage des Standortes, von Januar bis Mai. Der Blütenschaft ist ganz analog dem der vorbesprochenen Arten gebaut und entwickelt sich auch ganz in der gleichen Weise. Er ist also ebenfalls hohl, mit einem Kreis normaler Hauptbündel und einem Außenkreis viel kleinerer Nebenbündel versehen. Auch die hier besprochenen Narzissen haben in der Regel einen flachgedrückten und mehr oder minder deutlich zweiflügeligen Schaft, der entsprechend der großen Zahl der Blüten, in der Regel sehr breit ist. Am

[1]) Wehrhahn 82, S. 203.

stärksten ist die Abplattung bei der eigentlichen Tazette (*N. Tazetta*), etwas geringer bei *N. neglectus*, *N. polyanthus* hat sogar einen fast stielrunden Blütenstengel. Stets ist der Schaft mehr oder minder von feinen Rinnen gleichsam kanelliert.

Am Ende des Schaftes hüllt ein großes, häutiges Hochblatt die 3—20 Knospen ein, die auf verschieden langen Stielen stehen und erst nach dem Zerreißen der Hülle der Reihe nach ihre Ausbildung finden. Bald nach dem seitlich erfolgenden Aufreißen vertrocknet das Hochblatt zu einer bräunlichen papierartigen Haut, die gewöhnlich die Länge der längsten Blütenstiele besitzt und höchstens nahe der Basis noch grün und etwas fleischig bleibt. Die Blütenstiele sind verschieden lang, scharf dreikantig und erfahren erst nach der Befreiung aus der Hülle ihre volle Ausbildung und die Krümmung, die eine mehr oder minder starke Schräglage der Blüte hervorruft. Namentlich die Stiele der innersten Knospen sind anfangs kaum wenige Millimeter lang, erreichen allerdings auch später nicht die gleiche Länge wie die der zuerst aufgehenden Blüten (Fig. 492). In der Aufblühfolge (Fig. 493) steht die Knospe mit dem längsten Blütenstiel, die also, so lange der Blütenstand noch vom Hochblatt eingeschlossen ist, ganz in dessen Spitze liegt, an erster Stelle. Ihr bis ca. 6 cm langer und etwa 1.5 mm dicker Blütenstiel ist etwas seitlich der Mediane an der flachen Seite des Schaftes, dicht an der Peripherie inseriert. Hierauf folgt dicht daneben im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers der nächst kürzere Stiel, der neben dem dritten bei mehrblütigen Blütenständen in der Kante steht, und so fort. Bei vielblütigen Exemplaren steht der ersten Blüte diagonal gegenüber wieder ein Blütenstiel, der die



Fig. 492. Blütenstand einer *N. Tazetta* (Gartenform), (Original B.) Das vertrocknete Hüllblatt wurde entfernt, um die Knospen sichtbar zu machen, die älteste Blüte, die bereits ganz verblüht war, abgeschnitten.

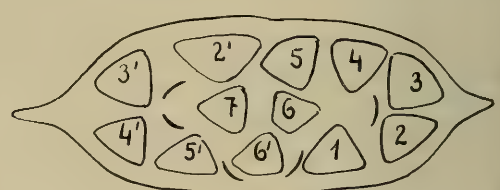


Fig. 493. Diagramm des Blütenstandes Fig. 492. Die Ziffern bezeichnen die Aufblühfolge. 2—2′ etc. sind gleichzeitig blühende Blüten. (Original B.)

Länge des zweiten besitzt und mit diesem zugleich erblüht; dann folgt ein weiterer in der Länge des dritten usw., so daß der ganze Blütenstand aus zwei gleichsinnig angeordneten, nebeneinanderliegenden Kreisen gebildet erscheint. Die letzten Knospen, die zur Zeit der Anthese der ersten Blüte noch grün und ganz unentwickelt sind und auf wenige Millimeter langen, aber gleichfalls dreikantigen Stielchen sitzen, stehen nicht mehr an der Peripherie, sondern in der Mitte des Querschnittes, die beiden Blütenkreise nach innen zu vollendend. Ab-

gesehen von dem Hochblatt werden sie also auch von den kräftigen Blütenstielen des peripheren Kreises geschützt. Die Tragblätter der Blütenstiele sind zum Teil ganz unterdrückt, zum Teil stehen sie als etwa 1—1,5 cm lange, fadenförmige und überaus zarte Häutchen von weißer Farbe zwischen den Stielen verteilt.

Die Zahl der Blüten variiert bei den Tazetten sehr stark. Unter den hier besprochenen Arten hat *N. neglectus* mit nur 3—5 Blüten die geringste Zahl. *N. Tazetta* schwankt von 3—18, selten noch mehr, am häufigsten ist die Zahl 6. *N. polyanthus* endlich besitzt in der Regel viele, bis 20 Blüten. Loew führt in den „Blütenbiologischen Beiträgen“ (II, S. 82) für diese Art als häufigste Zahl 4 an, doch stimmt diese geringe Blütenanzahl weder mit den sonstigen Literaturangaben noch mit den von mir untersuchten Herbarexemplaren, noch endlich mit dem Namen „*polyanthus*“ überein.

Morphologie und Biologie der Blüten. Obwohl die Form, Farbe und Größe der Blüte bei den Tazetten außerordentlich variabel ist — hierauf beruht ja die Abgliederung so vieler Arten vom Grundtypus *N. Tazetta* —, so ist doch eine große Übereinstimmung im Wesentlichen des Blütenbaues festzustellen und alle Tazettenblüten lassen sich zwanglos mit *N. Tazetta* vergleichen. Aus dem dreikantigen Blütenstiel verbreitert sich bei dieser Art der ebenfalls dreikantige Fruchtknoten zu einer Dicke von ca. 4—5 mm. Auch die vom Fruchtknoten aus

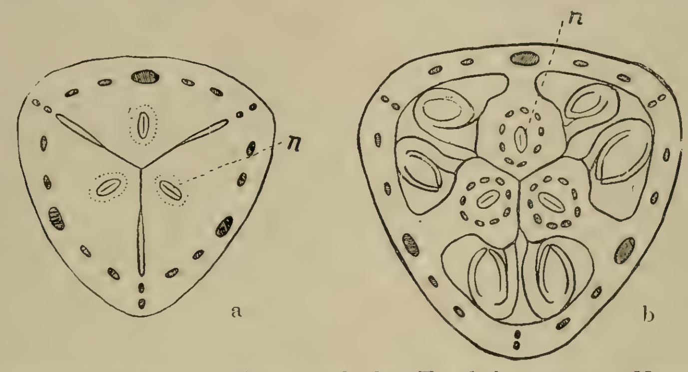


Fig. 494. Vereinfachte Querschnitte durch den Fruchtknoten von *Narcissus Tazetta*. a oberhalb der obersten Samenanlage, b in der Mitte. n die Septalnektarien, die Gefäßbündel schraffiert. In a ist die Grenze des sekretorischen Gewebes um die Nektarspalten durch einen punktierten Ring angedeutet, in b wird sie durch den Gefäßbündelring gebildet. (Original B.)

grüne, gegen die Mündung hin gelblich oder weißlich werdende Perigonröhre zeigt noch deutlich eine dreikantige Abplattung, die jener des Stieles und Fruchtknotens entspricht. Sie ist ca. 17 mm lang, am Grunde 3, an der Mündung 5 mm weit. Die radförmig sich ausbreitenden Abschnitte des Perigons sind schwefelgelb oder weiß, bis 14 mm lang, also etwas kürzer als die Perigonröhre. Sie sind gewöhnlich breiteiförmig und in ein Spitzchen ausgezogen, doch ist ihre Gestalt sehr veränderlich. Die goldgelbe oder orangefarbige Nebenkrone ist becherförmig, 6 mm hoch und hat an der Mündung einen Durchmesser von 10 mm. Ihr Rand ist nur wenig wellig, fast ganz gerade abgeschnitten und kaum nach außen gebogen. Ein trockener Saum ist nicht vorhanden. Von den sechs, auf kaum 1 mm langen, im Schlunde der Blumenkronröhre eingefügten Filamenten stehenden, nach innen gewendeten Antheren stehen drei direkt im Schlunde und ragen in den von der Nebenkrone gebildeten Becher, während die anderen drei etwas tiefer inseriert sind und nur wenig hervorragen. Sie sind goldgelb, etwa 2 mm lang und verschließen den Eingang der Perigonröhre bis auf sechs enge Zugänge. Die gelben Pollenkörner zeigen auch hier eine Falte

und eine netzig-runzelige Exine. Loew (a. a. O.) fand die dreilappige Narbe ziemlich tief unter den Staubblättern stehend, während Arcangeli (3, S. 611) für Italien angibt, daß der Griffel nur wenig kürzer sei als die Insertion der oberen Staubblätter, und nach Ascherson und Graebner[1]) Staubblätter und Griffel meist etwas aus der Perigonröhre hervorragen. Nach Fritsch[2]) unterscheidet sich eben dadurch *N. neglectus* von *N. Tazetta*, daß bei *N. neglectus* die Narbe nicht aus der Röhre der Blütenhülle hervorragt. Es wäre demnach die von Loew untersuchte Tazette als *N. neglectus* anzusprechen oder aber, was mir wahrscheinlicher scheint, die Griffellänge kann überhaupt als Merkmal der Artabgrenzung nicht gewertet werden. In den Scheidewänden des Fruchtknotens liegen drei schmale, enge, unverzweigte Septalnektarien, die hier ziemlich tief in den Fruchtknoten reichen und den Grund der Blumenkronröhre mit Nektar erfüllen (Fig. 494, 495). Die Blüte von *N. Tazetta* hat starken Duft, der jenem von *N. poeticus* ähnlich ist.

N. neglectus unterscheidet sich in der Blüte, abgesehen von dem oben erwähnten etwas unsicheren Merkmal der Griffellänge, durch ihre länglich-elliptischen, stachelspitzigen Perigonabschnitte, die mehr als doppelt so lang sind wie die ebenfalls fast ganzrandige Nebenkrone, von der Stammart *N. Tazetta*[3]). Größer sind die Abweichungen bei *N. polyanthus*. Die Perigonabschnitte sind hier stets weiß, die Nebenkrone nach Ascherson und Graebner (a. a. O.) anfangs schwefelgelb überlaufen, später milchweiß, nach Fritsch[2]) weiß oder fast weiß, nach Loew (a. a. O.) jedoch orangegelb. Auch Burbidge und Baker (10) bilden die Blüte mit weißer Nebenkrone ab. Da jedoch die übrigen Angaben Loews[4]) über den Bau der Blüte mit den anderen Beschreibungen übereinstimmen, scheint es, daß es sich nur um eine Farbenabart handelt, die Loew für die typische *N. polyanthus* ansprach. Die Perigonröhre ist hier noch kürzer (nur 15 mm lang) und mehr trichterförmig, indem sie sich von dem ca. 2.5 mm weiten Grunde auf 4 mm am obere Ende erweitert. Dadurch sind auch die Zugänge zum Nektar zwischen den Staubbeuteln ziemlich weit. Die Nebenkrone ist kurz becherförmig, über 5 mm lang und 12 mm weit und undeutlich 6lappig, die Perigonzipfel etwa 12 mm lang. Von den Staubblättern ragen die oberen etwa 3 mm aus der Röhre heraus, während die unteren ziemlich tief in der Röhre inseriert sind und mit ihrem oberen Ende von deren Öffnung etwa 2 mm entfernt sind. Die Narbe ragt noch über die oberen Antheren vor.

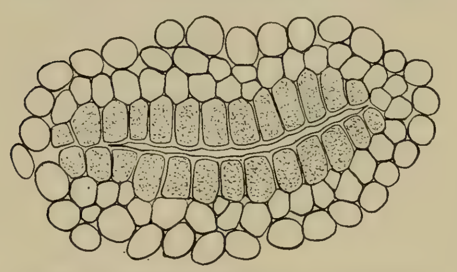


Fig. 495. Septalnektarium von *Narcissus Tazetta*. (Original B.)

Auch bei den Tazetten ist die Narbe schon vor dem Aufspringen der Staubbeutel empfängnisfähig, die Blüte also proterogyn. Die kurze und oben etwas erweiterte Blumenkronröhre macht es, obwohl der Blüteneingang von den Staubblättern sehr eingeengt ist, möglich, daß auch langrüsselige Apiden den Nektar erreichen können. Tatsächlich beobachtete Delpino (13, S. 59) und Knuth (**182**, II, S. 479) bei *N. Tazetta*, Loew (a. a. O., S. 83) im Botanischen Garten in Berlin auf *N. polyanthus Anthophora pilipes* F.; dennoch hält Delpino die weiße oder gelbliche duftende Blüte für an Nacht- und Dämmerungsfalter angepaßt, was ja in Anbetracht ihrer Ähnlichkeit mit dem nur an Schwärmer angepaßten *N. poeticus*

[1]) Ascherson u. Graebner, Synopsis, III, S. 384.
[2]) Fritsch, Exkursionsflora..., III. Aufl., S. 748, Fußnote.
[3]) Wehrhahn, 82, S. 203.
[4]) Loew, Blütenbiol. Beitr., II., S. 82 f.; Loew, Manuskript.

sicher berechtigt erscheint. Loew reiht *N. Tazetta* und *N. polyanthus* in seine 4. Gruppe, als hummel- und falterblütig ein und vereint dadurch die tatsächlichen Beobachtungen mit den aus dem Blütenbau gezogenen Schlüssen. Durch die Proterogynie wird bei allen Tazetten am Anfang der Anthese jeder einzelnen Blüte Fremdbestäubung gesichert. Später jedoch, nach dem Aufplatzen der Staubbeutel, kann, besonders bei den Formen, deren Narbe nicht über die Staubgefäße vorragt, sehr leicht Selbstbestäubung eintreten, was auch beim Ausbleiben von Insektenbesuch regelmäßig der Fall zu sein scheint. Auch eine Befruchtung mit Pollen einer anderen Blüte desselben Blütenstandes könnte eintreten, namentlich bei jenen vielblütigen Blütenständen, deren Blüten, wie oben beschrieben, in zwei gleichwertigen Kreisen angeordnet sind. Bei diesen Blütenständen blühen nämlich, mit geringfügigen Differenzen, stets die zwei gleichwertigen (gleich lang gestielten) Blüten gleichzeitig auf. Eine Ausnahme davon scheint nur die erste Blüte zu machen. Die Anthese eines neuen Blütenpaares erfolgt dann immer, wenn das vorherige eben zu welken beginnt, während die Blüten des nächsten Paares erst beginnen, ihre Perigonabschnitte zu öffnen. Es sind also stets zwei Blüten voll offen, bei armblütigen Blütenständen ist es immer nur eine Blüte.

Postflorationserscheinungen. Nach erfolgter Befruchtung der Blüte beginnt der Fruchtknoten ziemlich rasch anzuschwellen. Die Blumenkrone beginnt hierauf matt zu werden und schrumpft alsbald, sich mehr oder minder einwärts kräuselnd, zusammen, um als bräunlicher, zusammengefallener Rest bis zur Fruchtreife auf der Kapsel stehen zu bleiben.

Füllungserscheinungen. Bei der unglaublichen Variabilität der Tazetten erscheint es sonderbar, daß gefüllte Blüten nur sehr selten vorkommen. Gefüllte Tazetten trifft man eigentlich nur in gärtnerischer Kultur an, wo sie sich durch Zwiebelvermehrung fortpflanzen. Burbidge und Baker (10) bilden solche gefüllten Tazetten ab und bringen auch Detailzeichnungen der Perigonblätter, an denen verschiedenartig geformte Nebenkronenbildungen ligulaartig angeheftet sind. In einem Falle betrifft die Füllung lediglich die Parakorolle, die in eine große Zahl einzelnstehender kleiner Blättchen aufgelöst ist, in einem anderen Falle sind die Perigonabschnitte vermehrt und jeder der hinzugekommenen Abschnitte besitzt eine gelbe Ligula, die einem Nebenkronenabschnitt entspricht. Auch Nicolas (58 und 59) beschreibt ausführlich verschiedene Füllungserscheinungen und kommt zu dem Schluß, daß die Füllungserscheinungen durch Verwachsung von mehreren — mindestens von 5 — Blüten entstanden sei, was den Beobachtungen Stenzels an gefüllten *Galanthus*-Blüten entsprechen würde, und nicht etwa durch petaloide Ausbildung von Antheren und Carpiden, beziehungsweise durch eine bloße Vermehrung der Organe.

4. Gattung: **Agave L.**

14. Agave americana L. Hundertjährige Agave, amerikanische A.

Von allen bisher besprochenen, wie überhaupt von allen europäischen Amaryllidaceen ist die Agave in allen wesentlichen Punkten verschieden. Der Grund dieser Wesensfremdheit liegt darin, daß die Agave ein Fremdling aus der Neuen Welt ist, der sich jedoch in Südeuropa gewissermaßen das Bürgerrecht erworben hat.

Verbreitung. Die Heimat der Agaven sind die tropischen und subtropischen trockenen Länder Mittel- und Südamerikas, namentlich Mexiko. Das amerikanische Gesamtareal erstreckt sich also über ein ungeheures Gebiet. *A. americana* stammt aus Mexiko, wahrscheinlich aus den hochgelegenen Teilen. Nach Europa soll die *Agave* zum ersten Male im Jahre 1561 importiert worden sein, und zwar nach Spanien. Zum ersten Male in Europa geblüht soll sie gegen das Ende des 16. Jahrhunderts in Italien und England haben. Ihre Anspruchslosigkeit und ihre außerordentlich

starke vegetative Vermehrung führten bald ihre Verwilderung in Südeuropa herbei; schon vor 1730 war sie am Gardasee so verwildert, daß Francesco Carli sie für spontan hielt, und heute ist die *Agave americana*, ebenso wie die gleichfalls aus Mexiko stammenden Opuntien, in allen wärmeren Erdstrichen, namentlich in Nordafrika und Südeuropa vollkommen eingebürgert und zu einer der auffälligsten Charakterpflanzen des heißen Europa geworden, ohne die man sich etwa eine süddalmatinische Landschaft kaum mehr vorstellen könnte. Ihre heutige europäische Verbreitung erstreckt sich von Spanien über die Riviera nach Italien und weiters über Dalmatien bis auf die Balkanhalbinsel. In Italien bewohnt sie nach Arcangeli (3) namentlich die Felsen an der Ostküste der Halbinsel in nächster Nähe des Meeres, Süd- und Mittelitalien nebst den Inseln und reicht bis in die Umgebung der oberitalienischen Seen, wo sie beispielsweise zu den Charakterpflanzen der Gardaseegegend gehört und beim Comersee bis 100 m über den Seespiegel emporsteigt[1]). So dringt sie auch in die Schweiz, also ins mitteleuropäische Gebiet, vor, wo sie nach Schinz und Keller[2]) bei Gandria, zwischen Ascona und Brissago, verwildert vorkommt. Ihr nördlichster Standort liegt bei Bozen und bei Meran in Südtirol. In Norddalmatien, dem kroatischen Küstenland und Istrien kommt sie nach Adamović [3]) nicht verwildert vor, wird dort aber sehr häufig in Gärten gezogen. Hingegen ist sie schon in Süddalmatien allenthalben verwildert und vollkommen eingebürgert, bedeckt dort ausgedehnte Felspartien und bildet in prächtigen Riesenexemplaren große Hecken.

Standorte. Die *Agave* ist ein Felsenbewohner, in den warmen Adrialändern ist sie jedoch auch der Hauptbeherrscher der Hecken. An Felswänden hat sie sich in Gesellschaft von *Capparis rupestris*, *Ephedra campylopoda* und *Euphorbia dendroides*, ferner der ebenfalls aus Mexiko stammenden *Opuntia amyclea* allenthalben spontan angesiedelt und wird hier auch noch von eingestreutem *Agropyrum elongatum* und *Spartium junceum* begleitet. Es ist klar, daß eine dalmatinische Felsenpflanze, die die kahlen Karstfelsen zu ihrem Standort erwählt, kalkhold sein muß. Infolgedessen finden wir die *Agave* — wieder von *Opuntia amyclea* häufig begleitet — auch oft an gemörtelten Mauern in üppigstem Wachstum. Auch hier steht sie in Gesellschaft typischer Felsenelemente, wie *Anthemis Chia*, *Ledum*-Arten, *Micromeria juliana*, *M. graeca*, *Sclerochloa dura*, *Seseli globiferum* usw.[4]). Ihre Herkunft aus heißen Gegenden gibt die *Agave* dadurch zu erkennen, daß sie niemals auf der Schattenseite vorkommt, sondern ein typischer Bewohner der Sonnenseiten von Felspartien ist[5]). Es liegt auf der Hand, daß die kahlen Felsen, wenn sie kräftig von der Sonne bestrahlt werden, einesteils selbst, trotz ihrer meist hellen Farbe, sehr stark erwärmt werden, anderseits aber auch durch Ausstrahlung die Luft ihrer Umgebung so stark erwärmen, daß ein zum Gedeihen der *Agave* günstiges Klima erzielt wird, während sie auf der Schattenseite eben infolge der Ausstrahlung auf eine, der *Agave* nicht mehr ausreichende Temperatur abgekühlt werden.

Eine weitere Reminiszenz an die heiße amerikanische Heimat ist das außerordentliche Lichtbedürfnis der *Agave*. Auf Lichtmangel reagiert sie bald durch eine außergewöhnlich starke Abwärtskrümmung der Blätter, die wohl den Zweck hat, die volle Innenseite derselben frei dem Licht zugänglich zu machen. Gewöhnlich führt diese Krümmung so weit, daß nur die noch nicht entrollten Blätter einen freistehenden steilen Kegel bilden, während alle anderen Blätter der Rosette flach am Boden liegen, resp. sich bei Topfkultur noch tief herab gelegt haben. Bei unzureichen-

[1]) Geilinger, Die Grignagruppe am Comersee, 1908.

[2]) Schinz u. Keller, Fl. d. Schweiz, Zürich 1905, Bd. I.

[3]) Adamovič, D. Pflanzenwelt d. Adrialänder, S. 149—150.

[4]) Adamovič, l. c., S. 85.

[5]) Adamovič, l. c., S. 34.

der Lichtzufuhr gezogen, werden die Blätter weit länger, dafür aber auch schmäler und weniger dickfleischig als bei freier Insolation. Sie erhalten dabei auch nicht die gleiche mechanische Festigkeit und führen natürlich sogleich nach ihrer Entfaltung die oben geschilderte Krümmung aus. Es scheint mir dabei, daß dieses Lichtbedürfnis besonders dem ultravioletten Teil des Spektrums gilt, da auch eine geringere, aber freie Insolation die Krümmung nicht oder nur mäßig eintreten ließ, während in Südexposition, aber hinter Fensterglas gezogene Exemplare die charakteristische Reaktionsbewegung ausführten. Auch damit mag das Fehlen der Agaven auf Schattenseiten in Zusammenhang stehen. Endlich verträgt sie als echter Felsenbewohner keine stagnierende Bodenfeuchtigkeit während der Vegetationsruhe.

Keimung. Die Keimung (Fig. 496) wurde von Lubbock (**125**, II, S. 574) zwar nicht an *A. americana* selbst, jedoch an der ähnlichen *A. Wislizeni* Engelm. (= *A. scabra* Salm) studiert. Ein Hypokotyl wird nicht entwickelt. Das Keimblatt steckt mit seiner Spitze im Endosperm und saugt dieses nach Untersuchungen von Ebeling (18, S. 193) durch die gewöhnlichen, dünnwandigen, jungen Epidermiszellen aus, ohne ein eigenes Sauggewebe auszubilden. Der Samen wird dabei über den Boden gehoben. Das Keimblatt ist bei der von Lubbock beschriebenen Art 3,3—6 cm lang, oberhalb der basalen Scheide 2,5—3 mm dick, fleischig-stielrund, pfriemlich verlängert und am Ende stark zugespitzt. An der Basis ist das Keimblatt stark verbreitert und bildet eine Scheide, aus deren Spalte es ein Spitzchen hervorsehen läßt, welches Lubbock für eine Plumula hielt, während es in Wirklichkeit die noch eingerollte Anlage des zweiten Laubblattes ist. Es ist kahl und tief grün. Die Keimwurzel ist farblos, dick und fleischig, am Ende zugespitzt. Es bilden sich jedoch sehr bald dicht an der Basis des Keimblattes Nebenwurzeln aus. Das erste Laubblatt ragt ebenfalls aus der Scheide des Keimblattes. Es ist, wie auch alle späteren, stengellos und sitzend. Es ist nebenblattlos, tief graugrün, lanzettlich und scharf zugespitzt. Am Rande ist es fein bestachelt. Die Nervatur ist nicht sichtbar. Die vollkommen gleiche Entwicklung konnte ich bei *A. americana* v. *striata* feststellen. Ist das Endosperm ausgesogen, so wird der leere Samen abgeworfen, und das äußerste Spitzchen des Keimblattes vertrocknet zu einem fadenförmigen Gebilde.

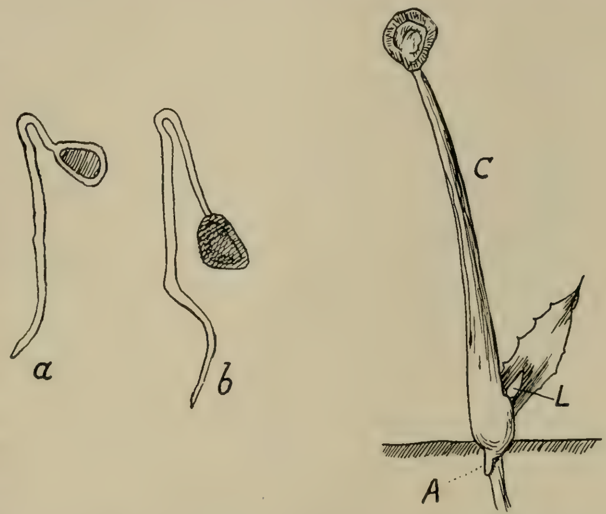


Fig. 496. Agavenkeimlinge. a, b von *A. Salmiana* (nach A. Berger), c von *A. Wislizeni* (nach Lubbock). A Adventivwurzel, L 2. Laubblatt. Bei a ist die Testa entfernt. (Alle nat. Gr.)

Weiterentwicklung. In den Folgejahren erfolgt lediglich eine Erstarkung und Vermehrung der Blätter, bald auch eine starke vegetative Vermehrung durch die weiter unten näher behandelten Ausläufer. Wie schon der volkstümliche Name „hundertjährige *Agave*“[1]) sagt, tritt die Blühreife erst sehr spät ein. Bei Kultur

[1]) Man hört auch vielfach den gänzlich fehlerhaften Ausdruck „hundertjährige Aloë“.

im Gewächshaus in Mitteleuropa benötigt man, wenn auch nicht 100 Jahre, so doch einen Zeitraum von mindestens 25—30 Jahren, um eine *Agave* zur Blüte zu bringen. Aber auch in den warmen Mittelmeerländern blüht die *Agave* nach Adamowič (a. a. O., S. 150) erst im 7. oder 8. Lebensjahre. Man hat also diesen ganzen Zeitraum als Erstarkungszustand zu betrachten, in welchem jährlich nur eine geringe Zahl von Blättern, je nach der Gegend 3—5, entwickelt werden und der durch die Entwicklung des terminalen Schaftes abgeschlossen wird, auf welche schon der Tod des Individuums folgt. Die Vollreife dauert also nur die wenigen Monate vom Austreiben des Schaftes bis zur Fruchtreife, und wir haben es in der folgenden Besprechung der Vegetationsorgane eigentlich stets mit der unentwickelten Pflanze zu tun.

Bau der Wurzeln. Die Wurzeln (Fig. 497) entspringen ringsherum aus der dickfleischigen kurzen Grundachse, nahe dem Grunde der jüngsten Blätter, und durchbrechen die Basis der älteren und der bereits abgestorbenen Blätter der Rosette. Im jungen Zustand sind sie fleischig und weißlich und besitzen eine saftige, aus ziemlich großen, zellsaftreichen, dicht gefügten Zellen bestehende Rinde, die nach außen in eine mehrschichtige, unverdickte, aber verholzte Exodermis übergeht. Auch die Zellen der Wurzelepidermis und die aus ihnen hervorgehenden zahlreichen, aber kurzen Wurzelhaare, die der Oberfläche der Wurzel ein flaumig-samtiges Aussehen verleihen, sind verholzt und infolgedessen auch noch an alten Wurzelteilen, deren Rinde längst abgestorben ist, noch deutlich zu erkennen. Diese Verholzung gerade der Absorptionsorgane, die ich bereits einmal — bei *Tofieldia calyculata* und deren Verwandten — beobachten konnte[1]), scheint mir in innigem Zusammenhang mit den Bodenverhältnissen zu stehen, doch konnten darüber noch keine genaueren Untersuchungen angestellt werden. Es scheint mir, daß die Möglichkeit einer vollkommenen Austrocknung des Bodens, bei der alle zarteren Organe zugrunde gehen müßten, zur Ausbildung verholzter Wurzelhaare führt. Eine so ausgerüstete Pflanze vermag infolge der Dauerhaftigkeit ihres Absorptionsgewebes auch nach anhaltender, vollkommener Dürre gleich das erste Regenwasser voll auszunützen, während eine andere erst neue Wurzelhaare ausbilden muß und dann erst größere Wassermengen aufzunehmen imstande ist. Für eine Felsenpflanze, wie die *Agave*, von deren Standort das Wasser überaus schnell abrinnt, ist natürlich diese momentane Bereitschaft von größter Wichtigkeit. Ich konnte auch feststellen, daß selbst an vollkommen trocken gehaltenen, in Winterruhe befindlichen Agaven stets die Spitzen der Wurzeln saftig und absorptionsfähig waren, und überdies die Ausbildung neuer Seitenwurzeln stattfand. Die Wurzeln der *Agave* sind ausdauernd. Zwar bildet sich alljährlich ein neuer Kranz von Wurzeln aus, welche die vorjährigen an Dicke übertreffen, doch sterben die älteren immer erst mit dem Teil der Grund-

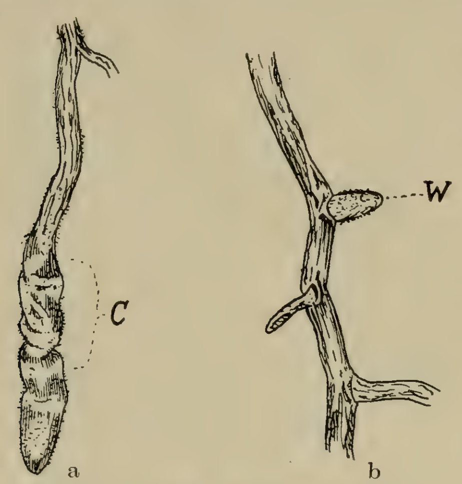
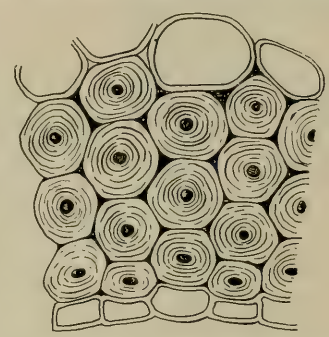


Fig. 497. *Agave americana*, Wurzel. a Wurzelspitze. Bei C erfolgt eben die Kontraktion, oberhalb C ist die Rinde abgestorben. b Bildung einer Seitenwurzel (W) aus einem älteren Wurzelteil, dessen Rinde schon abgestorben ist (nat. Gr.). (Original B.)

[1]) Buxbaum, Vergl. Anatomie d. *Melanthioideae*. Fedde, Repert. Spec. nov., Beiheft XXIX (1925), S. 2.

achse, dem sie entspringen, zugleich ab[1]). Da sie an der Spitze dauernd fortwachsen (Fig. 497), erreichen sie bei geringer Dicke eine bedeutende Länge — schon bei einem ziemlich jungen Exemplar fand ich nahezu meterlange Wurzeln — und überdies findet eine reiche Verzweigung statt, wobei jedoch der Hauptstrang stets wesentlich stärker ist als die Seitenwurzeln. Am Leben bleibt an der älteren Wurzel jedoch nur der Zentralzylinder, der von einer aus mehreren — meist 3—5 — Schichten überaus dickwandiger und englumiger verholzter Sklerenchymzellen gebildeten Endodermis (Fig. 498) umgeben ist. Die Rinde und mit ihr die Exodermis stirbt ab und kollabiert, sobald die Endodermis ausgebildet, d. h. verholzt ist, und bleibt infolge der Verholzung der Oberhautschichten als tote, runzelige, aber doch ziemlich zähe äußerste Schutzhülle von bräunlichgrauer Farbe bestehen. Die dickwandigen, durch Gerbstoffeinlagerungen braungefärbten Zellen der Endodermis liegen in sehr regelmäßigen, radial angeordneten Reihen, ohne Raum für Durchlaßzellen freizulassen, und bedingen in erster Linie die Zugfestigkeit und das drahtähnliche Aussehen der Wurzeln. Da sich die einzelnen Radialreihen jedoch ziemlich leicht voneinander lösen, kann die Endodermis durch gewaltsames Biegen gesprengt werden und löst sich dann in dünnen, zähen Fasern von dem mechanisch viel schwächer entwickelten Zentralzylinder ab, der bei geringerer Zugfestigkeit dafür eine große Biegungsfestigkeit aufweist. Diese Aufteilung der mechanischen Funktionen macht die Agavewurzel zu einem ungemein zähen, festen Gebilde, das erst durch vollständiges Austrocknen und Absterben spröde wird. Nach Lindinger (51, S. 352) fällt der Außenscheide jedoch noch eine weitere, sehr wichtige Aufgabe zu, nämlich die Fixierung der durch die Tätigkeit der Zugwurzeln erreichten Tieflage nach dem Absterben der Rinde. Die mächtigen, ausdauernden, oberirdischen Teile der Pflanze bieten dem Wind eine große Angriffsfläche, und da unterirdische Stengelorgane nahezu vollständig fehlen, würde die Gefahr bestehen, daß die Pflanze mit der Zeit entwurzelt würde, d. h., daß der kurze Stamm zumindest soviel wieder aus der Erde herausgezogen würde, als ihn die Wurzeln in die Tiefe gezogen haben. Die neu entwickelten Wurzeln besitzen alle die Fähigkeit der Verkürzung, die mit dem Absterben der hiebei zusammengedrückten und zerrissenen Rinde verbunden ist. Zur Zeit der stärksten Wurzelverkürzung ist jedoch der Zentralzylinder noch sehr in der Entwicklung zurück— der gefäßbündelfreie zentrale Markteil verholzt noch am ehesten —, daher wird diese Aufgabe von der Außenscheide übernommen, die dann durch Verdickung der Zellwände die erreichte Länge der Wurzel fixiert und gleichzeitig den Zentralzylinder, der durch das Absterben der Rindenschichten gefährdet ist, schützt. Da alle Wurzeln im gleichen Sinne arbeiten, ist die so erzielte Verankerung der Blattrosette eine sehr feste. Charakteristisch ist auch die Verteilung der Wurzeln im Boden. Sie laufen, wenn nicht Hindernisse sie ablenken, aus der Grundachse strahlenförmig nach allen Seiten aus, ohne dabei eine nennenswerte Tiefe zu erreichen. Die Folge davon ist, daß der unmittelbar unter der Pflanze liegende Boden überhaupt nicht durchwurzelt, dafür aber eine außergewöhnlich große Fläche zur Ernährung der Pflanze herangezogen wird. Da die Wurzeln überdies nahe der Oberfläche verlaufen, kann schon bei einer geringen Niederschlagsmenge ein bedeutender Wasservorrat aufgenommen und gespeichert werden, selbst dann, wenn das Regenwasser nicht einmal ausreicht, die tieferen Erdschichten zu befeuchten. Dieses


Fig. 498. Endodermis der Wurzel von *Agave americana* (Original B.).

[1]) Arber 2, S. 12 ff.; Lindinger 50.

Expansionsbestreben des Wurzelwerks bietet auch eine Hauptschwierigkeit bei der Topfkultur der Agaven, und ich glaube, daß der lange Zeitraum, der bei Gewächshauskultur zur Erlangung der Blühfähigkeit nötig ist, besonders auf diese Ursache zurückzuführen sein dürfte, da bei in hinreichend große Kisten gepflanzten — also wie die Gärtner sagen „frei ausgepflanzten" — Exemplaren ein geradezu rapides Wachstum erfolgte. Bei Topfkultur dringen die Wurzeln bis an die Topfwand vor und wachsen dann, eng an diese gepreßt, meist etwas spiralig in die Tiefe, ohne auch nur mit der kleinsten Nebenwurzel in das Innere des Ballens einzudringen. Die Ausnützung der Erde ist daher eine vollkommen ungenügende und die Pflanze muß im Wachstum stark zurückbleiben.

Grundachse und Ausläufer. Die Grundachse ist ein kurzer, dicker, mehr oder minder senkrecht stehender Wurzelstock, dessen Internodien auf wenige Millimeter Höhe verkürzt sind. Im Längsschnitt durch eine Pflanze scheinen alle Blätter in gleicher Höhe auf einem flachen, höchstens stumpf kegelförmigen Grundstock inseriert zu sein, so daß das Wachstum der Grundachse eigentlich nicht in die Höhe,



Fig. 499. Bildung von Ausläufern aus der Basis einer jüngeren Blattrosette von *Agave americana*. Ansicht schräg von unten (nat. Gr.). Einige Wurzeln und die ältesten Blattscheidenreste wurden entfernt. (Original B.)

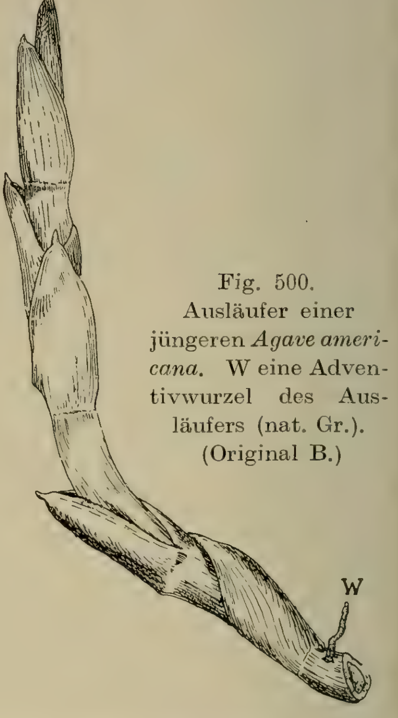


Fig. 500. Ausläufer einer jüngeren *Agave americana*. W eine Adventivwurzel des Ausläufers (nat. Gr.). (Original B.)

sondern nach der Breite erfolgt. Hat die Pflanze ein gewisses Alter erreicht, so beginnt die vegetative Vermehrung, indem sich aus der Grundachse und zwar aus den Achseln längst vollständig abgestorbener Blätter, von denen nur mehr faserige Reste zu finden sind, anfangs nur einzelne, später immer mehr ausläuferartige Seitentriebe entwickeln. Es handelt sich hiebei um ausgesprochene Ausläufer, also Seitentriebe der Grundachse und nicht, wie Velenovsky (78, S. 596) behauptet, um „Adventivknospen an den Wurzeln"! (Fig. 499 u. 500). Zuerst bildet sich ein kurzes Stengelglied, das nur eine Länge von wenigen Millimetern erreicht und ein stengelumfassendes weißes Niederblatt trägt, welches an der Spitze abgerundet und kapuzenförmig geschlossen ist. Anfänglich macht dieses Gebilde ganz den Eindruck einer frisch austreibenden Wurzel, ist aber tiefer an der Grundachse inseriert als die neueren Wurzeln und auch etwas dicker. Deutlich als Stengelorgan erkennbar

wird dieser Trieb jedoch, wenn sich bald darauf aus dem bis dahin eng geschlossenen, aber nicht verwachsenen Scheidenspalt, etwa 1,5 mm unterhalb der Niederblattspitze die Spitze des nächsten Niederblattes hervorschiebt, die gewöhnlich bereits ein — allerdings niemals erhärtendes — Stachelspitzchen trägt, sonst aber vollkommen dem ersten Niederblatt gleicht. Das Internodium zwischen den beiden Niederblättern streckt sich bedeutend und erreicht eine Länge von etwa 2 cm, wobei die kapuzenförmige Spitze des Niederblattes die Hindernisse im Boden beiseite schiebt und den von ihm eingeschlossenen Trieb vor Verletzung schützt. Hat das Internodium seine volle Länge erreicht, so drängt sich, unter Streckung des nächsten Internodiums, die nächste Niederblattschuppe aus der Umhüllung vor, abermals ein farbloses, wie die beiden ersten gebautes Blattorgan. So schiebt sich ein Stengelglied nach dem anderen durch den Boden, wobei die einzelnen späteren Glieder länger als die ersten werden. Größere Hindernisse, die nicht beiseite geschoben werden können, werden umgangen, wobei der fleischige Ausläufer die verschiedensten Krümmungen erleidet. Bei alten Pflanzen werden diese Ausläufer oft armdick und schieben sich mit so großer Kraft durch den Boden, daß sie Felsen zu sprengen imstande sind, sich durch Mauerspalten zwängen und dabei die Mauer demolieren und auch an festgefahrenen Straßen Zerstörungen anrichten können, so daß sie vielfach schon als lästiges Unkraut angesehen werden[1]). Besonders *A. americana* hat große Neigung zur Ausläuferbildung und entwickelt sich infolgedessen bald zu rasenartigen Siedlungen.



Fig. 501. Freigewordene Tochterpflanze von *Agave americana*. (Etwa 2 jährig.) Der Ausläufer stirbt von der Mutterpflanze aus ab und verwest. (Original B.)

Das erste Niederblatt, welches die Erdoberfläche erreicht und ins Tageslicht tritt, ergrünt an der Spitze und nun entwickelt sich nur mehr ein verlängertes Stengelglied, an dessen Knoten bereits ein, wenn auch noch kurzes Rosettenblatt entsteht. Das Längenwachstum des Ausläufers hat damit sein Ende erreicht. Auch das letzte Niederblatt entwickelt sich schon laubblattartig, wird weit größer als die unter der Erde gebildeten, ist jedoch an dem vollständigen Mangel an Randdornen von einem echten Rosettenblatt zu unterscheiden. Da es weit länger wird als das letzte verlängerte Ausläuferglied, dem es sich eng anschmiegt, wird es an der Basis der Laubblattrosette durch deren Dickenzunahme bauchig aufgetrieben und stirbt schließlich ab. Oft noch bevor die Spitze des Ausläufers ans Tageslicht tritt, haben sich aus den älteren Internodien einzelne Adventivwurzeln gebildet. Diese Adventivwurzeln nehmen zwar ihren Ursprung im Knoten selbst, wachsen jedoch schräg durch die Rinde des Stengelgliedes und treten daher erst mitten im Internodium zutage, eventuell ein im Wege stehendes Niederblatt ohne weiteres durchbrechend. Hat die neue Pflanze bereits hinreichend Blätter und Wurzeln ausgebildet, was anscheinend gewöhnlich etwa 2 Jahre dauert, so beginnt der Ausläufer von der Grundachse der Mutterpflanze aus allmählich abzusterben (Fig. 501). Längere Jahre noch bleibt der durch vegetative Vermehrung entstandenen Pflanze der Rest des Ausläufers erhalten, welcher aussieht wie ein gewöhnliches Rhizom. Daraus ist zu erklären, daß Adamovič (a. a. O. S. 50) die Grundachse als einen „stolonenartigen Wurzelstock" bezeichnet. Später ist die Ausbildung eines ausgesprochenen Rhizomes mit verlängerten Internodien nicht mehr möglich, da sonst keine Blatt-

[1]) Berger 8.

rosette entstehen würde. Die Vermehrung durch derartige Ausläufer ist eine außerordentlich starke, so daß, wenn der Mutterstock mit der Fruchtreife zugrunde geht, er bereits von einem ganzen Kranz junger Tochterpflanzen umgeben und der Fortbestand, auch wenn eine Befruchtung der Blüten nicht erfolgt sein sollte, auf jeden Fall gesichert ist.

Laubblätter. Die Blätter der *Agave* bilden infolge der Kürze der Internodien eine dichte, starre Grundblattrosette, die aus 25—30 Blättern gebildet wird und bis 3 m breit und 1,5 m hoch wird. An der Basis besitzen sie eine rings geschlossene Blattscheide, doch ist diese bis auf etwa 5—10 mm gespalten, so daß nur ein schmaler Teil des Blattes die Grundachse ganz umfaßt. Der Spalt der Scheide geht bei jungen Blättern allmählich, bei alten anfangs in einen flach aufsteigenden Rand und dann plötzlich mit steilem Winkel in die dickfleischige Lamina über. Die äußerst steifen, dickfleischigen und zerbrechlichen Blätter werden 1—1,75 m, mitunter sogar 2 m lang und 15—25 cm breit. Sie sind lanzettlich, über der fast 30 cm breiten Basis plötzlich auf 14—17 cm verschmälert, über der Mitte etwa 20 cm breit und von da aus allmählich in die Spitze verschmälert. Die Spitze ist tütenförmig und trägt einen, an den Rändern kurz herablaufenden, kräftigen, verhältnismäßig kurzen und plumpen, kegeligen Endstachel. Dieser ist oberseits kurz oder bis zur Hälfte eng und rund ausgehöhlt, am Grunde rauh und zurückgebogen. Er stellt gewissermaßen die Vereinigung aller der zähen Nervenstränge des Blattes dar und wird ca. 3 cm lang und 7 mm dick. Auch die Blattränder sind vom Grunde an kräftig bewehrt. Die Stacheln der Basis sind sehr klein und einander genähert, die mittleren und oberen stehen, 4—7 cm voneinander entfernt, auf kurzen, dicken Stachelpolstern, zwischen denen der Blattrand seicht geschweift oder gebuchtet und verhältnismäßig dünn ist. Dem Stachelpolster sitzen sie mit bis 13 mm langer, horniger Basis auf und haben eine schmal deltoide, 9—10 mm lange gerade oder oben schwach vorwärts oder rückwärts gekrümmte Spitze. Alle Stacheln sind anfangs braun, vergrauen aber bald. Junge Blätter stehen steif aufrecht, mitunter sind sie auch leicht nach innen gekrümmt; sie sind durch einen Wachsbelag, der als Schutz gegen übermäßige Sonnenbestrahlung gedeutet wird, hell graugrün und zwar ist die graue Bereifung meist querstreifig ausgebildet, verliert sich aber etwas im Alter. Die Blätter sind derb-lederig und fleischig, oberseits am Grunde konvex, weiter flach und gegen die Mitte zu flach rinnig mit aufgebogenen Rändern.

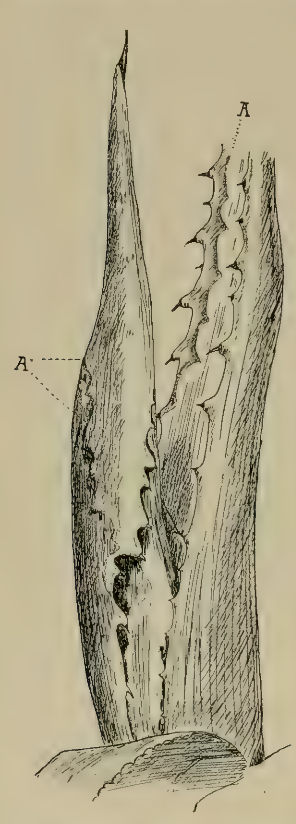


Fig. 502. Kegelförmige Endknospe mit einem eben losgelösten Blatt von *Agave americana*. Das nächste Blatt beginnt eben seine Ränder abzulösen. Bei A sieht man die Abdrücke des Blattrandes. (Original B.)

In der Knospenlage sind die Blätter tütenförmig zusammengerollt und stecken so ineinander, daß jeweils das älteste, welches zunächst sich entfalten wird, die späteren vollständig einschließt und als starre Spitze in der Mitte der Blattrosette emporstrebt (Fig. 502). Der Vegetationskegel ist auf diese Weise von einer Reihe übereinandergestülpter Blätter vollkommen eingehüllt und sicher geborgen. Ist das äußerste Blatt des Knospenkegels zur Entfaltung reif, so beginnt es zunächst etwas oberhalb der Basis, ungefähr an der breitesten Stelle, den Rand von dem kompakten Blatt-

kegel abzulösen und rollt sich so allmählich auf, bis das darunter verborgene nächste Blatt frei wird. Die Blätter sind in der Knospenlage jedoch so fest übereinander gewickelt, ihre Ränder so fest an den Kegel angepreßt, daß sich auf der Blattfläche ein klarer Abdruck der Blattränder einprägt, der dauernd erhalten bleibt. Ist ein Blatt frei, so beginnt es sich allmählich nach außen zu biegen und nähert sich, je älter es ist, d. h. je weiter außen in der Rosette, umsomehr der Horizontalen, um schließlich, von der Spitze beginnend, abzusterben und noch lange Zeit als brauner Blattrest die Unterlage der Rosette zu bilden. Die durch Lichtmangel hervorgerufene unnatürliche, vorzeitige Außenkrümmung haben wir bereits weiter oben besprochen. Ältere Blätter sind aber auch normal in ihrem obersten Drittel oder Viertel nach außen gebogen.

Anatomischer Bau der Blätter. C. Müller (55) untersuchte die Anatomie der Agavenblätter an 55 cm langen, 10 cm breiten Blättern in Rom und an einem in Göttingen gezogenen Exemplar von *A. americana.* Der Querschnitt der in Rom aufgewachsenen Blätter ist lang gestreckt, seine große Achse etwa 16 mal so lang als die kurze. Die peripheren Gefäßbündel der Oberseite liegen in einer Reihe, die der Unterseite sind bandförmig angeordnet. Die Gefäßbündel der Mittelreihe sind, etwas gegeneinander verschoben, in der Mitte des Querschnittes angeordnet. Die gefäßbündelfreie Fläche des Querschnittes ist fast so breit wie das Randgewebe und zwar fast $^1/_4$ der Achse. Das Assimilationsgewebe besteht nicht aus Palisaden, sondern aus etwa quadratischen oder rechteckigen Zellen in mehreren Lagen. In dem chlorophyllfreien Parenchym im Innern des Blattes liegen auch Zellen mit großen Raphidenbündeln, deren einzelne Nadeln auffallend groß sind. C. Müller gibt ihre Länge mit 0,287—0,35 mm an. Die Kutikula ist über einzelnen Epidermiszellen, namentlich der Blattunterseite, höckerartig verdickt. Sie ist $^1/_9$—$^1/_{10}$ der gesamten Höhe des Zellumens dick. Die kutinisierten Zelluloseschichten der äußeren Zellwand sind etwas dünner als die Kutikula selbst. Bei der in Göttingen gezogenen Pflanze war die kleine Achse des Querschnittes nur ca. $^1/_{17}$ der großen; eine gefäßbündelfreie Fläche fehlte im Querschnittbild. Die Gefäßbündel werden von, bei *A. americana* großlumigen Bastzellen begleitet, die von manchen *Agave*-Arten, namentlich von *A. sisalana*, als Faserstoffe gewonnen werden. Letztere Art wird darum auch vielfach als Nutzpflanze in den Tropen plantagenmäßig angebaut. Während des Weltkrieges wurde daher auch im österreichischen Küstenlande und Dalmatien aus der verwilderten *A. americana* der Bast gewonnen und dabei dachte man daran, die hiebei abfallenden Teile der Blätter als Viehfutter nutzbar zu machen. Infolge dieser Absicht wurde von Zellner (83) die chemische Zusammensetzung der *Agave* untersucht. Zellner fand im Heißwasserextrakt ein amorphes Kohlehydrat und Zucker, namentlich im Blütenschaft reichlich Saccharose. Auffallend war der große Reichtum an Calcium-malat, die Armut an stickstoffhaltigen Substanzen und der Mangel an Eisen. In großer Menge enthält die *Agave* pektinartige Substanzen, die nach Zellner wohl in Zusammenhang mit dem starken Quellungsvermögen und infolgedessen auch dem Wassergehalt der Blätter stehen. Im frischen Saft der Blätter findet sich weiters ein geruchloser, brennend schmeckender und die Haut reizender Stoff, ein ätherisches Öl. Zellner ist der Ansicht, daß auch dieser Stoff mit der Sukkulenz in Zusammenhang stehen dürfte, da sich derartige scharfe Substanzen auch bei anderen Sukkulenten, wie bei *Sedum*, finden. Möglicherweise soll der scharfe, unangenehme Geschmack vor Tierfraß schützen, dem eine in sonst ödem Gelände gedeihende, stark wasserhaltige Pflanze gewiß in hohem Maße ausgesetzt ist.

Namentlich in Gärten werden auch mehrere Spielarten der *A. americana* mit bunten Blättern gezogen, die sich ebenfalls in Dalmatien mitunter verwildert finden. Hier wären besonders die f. *aureo-marginata* hort. mit gelb- und die f. *argenteo-marginata* hort. mit weißberandeten Blättern zu nennen.

Blütensproß (Fig. 503). Nach je nach der Lage verschieden langer Zeit erreicht die *Agave* durch Ausbildung des Schaftes den Höhepunkt und das Ende ihres Lebens. Während sie in Süddalmatien schon mit 7 Jahren blühen kann, braucht sie z. B. an der Riviera 10—15 Jahre; in Kübelkultur kann sich die vegetative Periode wohl auch weit über 50 Jahre hinausziehen. Nur ganz ausnahmsweise kam es vor, daß *Agaven* bei Kübelkultur schon in ca. 8 Jahren zur Blüte kamen. Wenn sich eine *Agave* zum Blühen anschickt, so gibt sich dies daran zu erkennen, daß die Blätter plötzlich auffallend schmäler und kürzer werden und sich etwas häufen, und daß der kurze, durch die Rosettenblätter verdeckte Stamm sich etwas verlängert. Im Frühling erscheint dann plötzlich der endständige Blütenschaft aus der Mitte der Blattrosette, drängt sich durch die bisher so fest geschlossene Endknospe und strebt, im Gegensatz zur langsamen Entwicklung der vegetativen Teile der Pflanze, mit unglaublich schnellem Wachstum seiner vollen Ausbildung zu. Innerhalb weniger Wochen hat er seine volle Größe erreicht und steht in voller Blüte. Das Wachstum erfolgt dabei hauptsächlich in der Nacht, am schnellsten im Anfang. Gewöhnlich erreicht der Schaft eine Höhe von 5—8,



Fig. 503. Verwilderte *Agave americana* bei Monaco. (Nach einer käuflichen Photographie — Wettstein.)

seltener sogar 10 m, und eine Dicke von 6—12 cm[1]), an der Basis bis zu 30 cm. In Dalmatien pflegt er nach Adamović (a. a. O. S. 149) 3—5 m hoch zu werden (Fig. 503). Die Höhe von 20 m (!) und die Zahl von 1½ Millionen Blüten (!), wie sie Velenovsky (78, S. 597) angibt, ist aber ganz sicher ins Reich der Fabel zu verweisen und ist außer bei diesem Autor in der ganzen Literatur nicht zu finden. Es ist ohnehin schon die Höhe von 10 m eine seltene Ausnahme und weder in Italien, Sizilien noch in Tunesien habe ich je ein solches Riesenexemplar zu Gesicht bekommen. Der Schaft ist mit ziemlich zahlreichen, halbstengelumfassenden Blättern besetzt, die an der Schaftbasis am dichtesten stehen und den Laubblättern ähnlich sind, weiter oben aber in dreieckige, spitzige, chlorophyllfreiere Hochblätter übergehen, welche entweder abstehen oder herabhängen. Er endet mit einer mächtigen, im gesamten Umriß länglichen, kandelaberartigen Rispe, deren 25—30 abstehende

[1]) Kerner 95, I., S. 703.

Äste erst aufwärts und dann abwärts gebogen sind, so daß sie im ganzen wagerecht abstehen und erst gegen die Spitze sich wieder aufbiegen. Diese sind von kurzen, dreieckigen Hochblättern gestützt. Sie verzweigen sich wiederholt dreiteilig und tragen auf ihren Spitzen zahlreiche, auf 5—15 mm langen, von zahlreichen deltoidischen Hochblättern gestützten Stielen aufrecht stehende Blüten. Die Gesamtanzahl der Blüten ist ungeheuer groß. Auf einem auf dem Rittergute Groß-Legden im Samland gezogenen Exemplar, welches, 50jährig, im September 1908 zur Blüte kam, zählte man ca. 2500 Blüten. Ein am natürlichen resp. Verwilderungsstandort blühendes Exemplar kann dagegen leicht 5000—14 000 Blüten tragen. Von 1½ Millionen Blüten — wie sie Velenovsky kritiklos angibt — kann jedoch keine Rede sein.

In Mexiko wird der sich zum Austreiben des Schaftes vorbereitenden Pflanze der Vegetationskegel ausgeschnitten. Binnen 24 Stunden preßt die Pflanze aus der Wunde ca. 365 g eines zuckerhaltigen Saftes aus, der von den Mexikanern als „Honigwasser" („Aquamiel") bezeichnet wird und durch Gärung in das „Pulque" genannte Nationalgetränk übergeht. Die Blutung dauert etwa 4—5 Monate und eine Pflanze kann in dieser Zeit bis 50 kg Saft hervorbringen[1]). Nach A. Berger (8) scheint es allerdings zweifelhaft, ob tatsächlich auch *A. americana* zur Pulque-Gewinnung herangezogen wird.

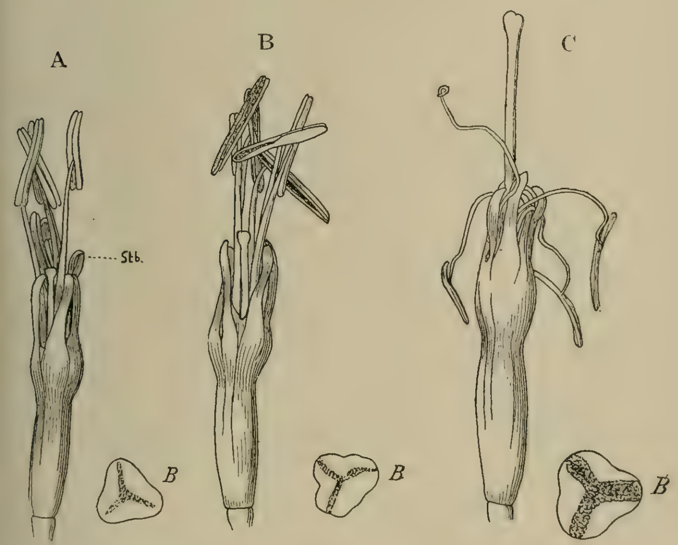


Fig. 504. Blüte von *Agave americana* (½ nat. Gr.). A im Aufblühen, Stb. ein noch eingeschlagenes Staubblatt. B im männlichen, C im weiblichen Stadium der Anthese. In B neben jeder Blüte die Narbe in entsprechendem Stadium von oben. (Original K.)

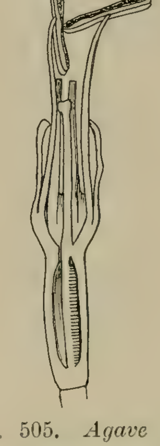


Fig. 505. *Agave americana.* Längsschnitt durch eine Blüte im ♂ Stadium, Zwei Staublätter oben abgeschnitten, im Fruchtknoten links ein Septalnektarium, rechts ein Fach mit Samenanlagen. (Original K.)

Bau der Blüten. Die 7—9 cm langen Blüten (Fig. 504, 505) besitzen einen unterständigen, etwa 35 mm langen und 10—12 mm dicken, dreifächerigen, zylindrisch-keulenförmigen Fruchtknoten, der in jedem Fach zwei Reihen anatroper, dicht übereinander liegender Samenanlagen besitzt. Auf diesem steht die Blütenhülle, deren unterer Teil eine glockenförmige Röhre von ca. 15—18 mm Länge und 18—20 mm Durchmesser ist, die aus den verwachsenen basalen Teilen der Perigon-

[1]) Kerner 95, 1., S. 250; Zimmermann, H. E., 84.

abschnitte gebildet wird und an den Verwachsungsstellen 6 Furchen besitzt. Diese geht in sechs linealische, gelbliche Zipfel von 24 mm Länge und 4 mm Breite über, die durch abgerundete Buchten voneinander getrennt sind. Die Perigonabschnitte sind ziemlich fleischig, stehen aufrecht und legen sich an die Staubblätter an. Ihre Spitzen sind kapuzenförmig und krümmen sich etwas nach innen. Die äußeren haben einen undeutlichen Kiel, während die inneren scharf gekielt sind und dünnere Seitenränder besitzen. Die Staubfäden sind vor dem Aufgehen der Blüte nach innen eingebogen und behalten diese Lage noch eine Zeitlang bei, nachdem die Perigonabschnitte auseinandergewichen sind. Dann erst richten sie sich straff auf und tragen auf ihrer Spitze die mit dem Rücken an ihnen befestigten versatilen Antheren. Die hellgrünen Staubfäden sind der Perigonröhre an der Stelle eingefügt, an der sie am weitesten ist, das ist etwas über der Mitte. Oben ragen sie anfangs etwa 30 mm aus dem Perigon hervor, im Verlaufe des Blühens strecken sie sich aber noch um weitere 5—10 mm in die Länge. Die schmalen, langgestreckten gelben Antheren sind 30 mm lang. Ihre Wand besitzt 6—8 Lagen von Öffnungszellen. Sie öffnen sich mit zwei seitlichen Längsrissen und entlassen gelben, zusammenballenden Pollen. Die Pollenkörner sind sehr groß und haben eine Falte; die Exine hat die Struktur eines weitmaschigen Netzes, welches inmitten der Falte wiederkehrt[1]). Zur Zeit, da die Antheren aufspringen, ist der vom Blütengrunde ausgehende gleichfalls hellgrüne Griffel noch kaum 40 mm lang, und die an seiner Spitze stehende, rundlich-dreieckige Narbe ist noch nicht belegungsfähig. Zwar hat sie 3 schmale, in der Mitte zusammenstoßende Streifen von Narbenpapillen, doch sondert sie noch keine Narbenflüssigkeit aus. Dies geschieht erst unter Heranwachsen der Papillen, wenn die Staubblätter vollständig verwelkt sind und nachdem sich der Griffel auf eine Länge von 80—85 mm verlängert hat. Die Blüten, die sich nach C. S. Sargent[2]) am Abend oder in der Nacht öffnen, sind infolgedessen sehr ausgeprägt protandrisch. In den Verwachsungslinien der drei Carpiden, in den Septen des Fruchtknotens liegen drei Nektarien, die von Schniewind-Thies (71, S. 17, 44, S. 1), Kirchner (Mskr.) und Graßmann (34, S. 120) untersucht wurden. Nach Schniewind-Thies beginnen die Nektarspalten an der Basis des Ovariums und treffen dort zusammen, so daß sie einen zentralen, mit Sekret angefüllten Hohlraum bilden. Kirchner konnte diesen Hohlraum an Blüten, die aus La Mortola stammten, nicht feststellen, ebenso vermißte er die seitlichen Verzweigungen des Nektariumspaltes, die Schniewind-Thies für *Agave* angibt, sondern fand nur einfache, bis an die Basis des Fruchtknotens reichende Nektariumspalten, die am Grunde des Griffels als drei enge Kanäle münden. Die Mündungen der Kanäle, die nach Schniewind-Thies dreieckige Form annehmen, sollen nach Graßmann bei den Agaven nicht am Blütengrund liegen, sondern diese steigen noch etwas im Griffel in die Höhe und lassen durch drei Spalten in demselben den Nektar von oben herabfließen. Im anatomischen Bau zeigen die Septalnektarien bei *A. americana* (und *A. Göppertiana*) einen Wechsel in der histologischen Zusammensetzung. Von der Basis des Nektariums bis zur Anheftungsstelle der obersten Samenanlage werden die Wände der Spalten von prismenförmigen, von einer kräftigen Kutikula überzogenen Zellen gebildet. Unter diesen liegt eine subepidermale Reihe prismatischer Zellen und weiters ein aus mehreren Lagen kleiner, polyedrischer Zellen bestehendes Sekretionsgewebe. Im oberen Teil des Spaltes, bis zur Mündung, besteht das sekretorische Gewebe hingegen aus kleinen vier- oder fünfeckigen Zellen, die stark kollenchymatisch ausgebildet sind (Fig. 506). Sekretion des Nektars erfolgt durch Abheben und Sprengung der die Nektarspalten auskleidenden Kutikula. Bei *A. Göppertiana* stellte Schniewind-Thies unter der ersten Kutikula die Neubildung einer zweiten und dritten Kutikula fest und schließt aus dem optischen

[1]) Fischer, H. 45, S. 31.
[2]) In Knuth 102, S. 149.

Verhalten des Nektars, daß er zwischen der ersten und zweiten Kutikula anders zusammengesetzt sei als zwischen der zweiten und dritten. Im Sekretionsgewebe von *A. mitis* konnte er das Vorhandensein diastatischer Fermente feststellen. Der Nektar ist sehr süß und wird in so großer Menge ausgeschieden, daß er den Blütengrund erfüllt und, wenn man die Blüte umkehrt, ausfließt. Abgesehen von der Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche der Nektariumspalten durch Verzweigung derselben konnte mitunter bei *A. mitis* noch eine weitere Steigerung der Nektarproduktion festgestellt werden, indem noch eine vierte, fünfte, ja sogar sechste Plazenta eingeschaltet wurde, die je ein normales Septalnektarium enthielt. Die geschilderte Blüteneinrichtung stimmt im wesentlichen mit der von Stadler (**176**) beschriebenen von *A. Jacquiniana* Schult. (= *A. angustifolia* Haw.) überein, und ebenso mit der für *A. mitis* Salm gegebenen Beschreibung von Loew[1]), der wir noch einige Details zu entnehmen haben. Loew fand, daß die auf dem Querschnitt schwach S-förmig gebogenen Nektarien an der etwa 5 mm langen, verdickten Griffelbasis in drei Längsfurchen nach außen münden, eine Angabe, die mit Graßmanns Beschreibung sehr in Einklang steht. Der stumpf dreikantige Griffel wird von einem Kanal durchzogen, der im oberen Teil des Organes durch drei nach innen vorspringende Leisten in ebensoviele mittels einer Einschnürung kommunizierende Hohlräume geteilt wird. Nach der Griffelbasis zu nähern und verengern sich diese mehr und mehr und gehen schließlich in drei getrennte, zu den drei Ovariumfächern führende Kanäle, die mit den Nektarspalten abwechseln, über. Der Griffelkanal wird anfangs von den drei nach innen übergeschlagenen Narbenlappen verschlossen.

Die Abweichungen in den verschiedenen Beschreibungen der Nektarien, auch an ein und derselben Art, glaube ich darauf zurückführen zu können, daß bei den Agaven die Tendenz zur Steigerung der Nektarproduktion besteht, die bald durch Vergrößern der Oberfläche der ursprünglich unverzweigten Nektarspalten erfolgt, wie z. B. durch Verzweigung und durch Ausbildung eines gemeinsamen zentralen Hohlsaumes an der Fruchtkotenbasis, bald zu der bei *A. mitis* festgestellten Vermehrung der Plazenten führt.

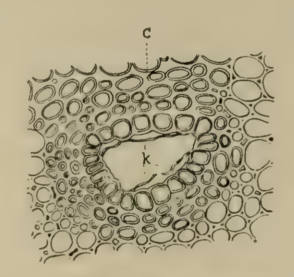


Fig. 506. *Agave americana*. Querschnitt durch den Ausführungsgang des Septalnektariums. k abgehobene Kutikula, c Collenchym. (Nach Schniewind-Thies)

Blütenbiologie. Die unangenehm nach ranziger Butter riechenden Blüten sind, wie die aller *Agave*-Arten, ausgeprägt ornithogam. Rein morphologisch läßt sich die Vogelblütigkeit schon aus verschiedenen Blüteneinrichtungen ableiten. Schon die Größe der Blüten und die weit aus ihr hervorstehenden Bestäubungsorgane würden es höchstens noch einer großen Sphingide ermöglichen, als wirksamer Bestäuber aufzutreten. Weiter wäre als ornithogame Anpassung besonders der außerordentliche Reichtum an dünnflüssigem Nektar aufzufassen, der dem großen Flüssigkeitsbedürfnis der Kolibris entspricht. Die gelbliche und hellgrüne Farbe ist ebenfalls unter den Vogelblumen sehr verbreitet. Als eine besonders instruktive Anpassung an den Vogelbesuch ist aber auch der anatomische Bau der Blüte zu betrachten. Alle Organe der Agavenblüte besitzen eine relativ große Festigkeit, damit sie nicht beim Besuch der Vögel zerstört werden. Die zarten Perigonabschnitte legen sich den kräftigen Filamenten an und werden dadurch geschützt. Die Nektarien endlich schützen sich und den darunter liegenden Fruchtknoten durch die Ausbildung des stark kollenchymatischen Gewebes, welches den oberen Teil des

[1]) In Knuth **102**.

Nektarspaltes und die Ausführungskanäle umgibt und wohl genügend Festigkeit besitzt, um auch einem spitzigen Vogelschnabel Widerstand zu leisten.

Abgesehen von diesen theoretischen Erwägungen liegen auch tatsächlich zahlreiche Angaben über Vogelbesuch bei *A. americana* und anderen Spezies vor, und wenn sich diese auch natürlicherweise nicht auf Mittel- und Südeuropa beziehen, so scheint es mir doch zur Lebensgeschichte der *A. americana* als eine wesentliche Vervollständigung, auch auf diese Angaben etwas einzugehen.

Den schönsten Beweis für das Zusammenleben der *A. americana* mit den Kolibris gibt wohl Brehm (9, S. 345) mit dem Satze: „In Mexiko bevorzugen jene Vögelchen die *Agave americana*, und wenn diese blüht, lebt die Gegend geradezu von ihnen". Die Kolibris folgen der Agavenblüte also und sammeln sich direkt zur Blütezeit in Massen in den Agavegebieten! L. Gulding[1]) beobachtete an einem Plantagenhügel auf Jamaika, daß die zahlreichen Blütenrispen der *A. americana* von mehreren Kolibri-Arten, darunter einem Paradies-Kolibri (wahrscheinlich *Aithurus polytamus* L.) umschwärmt wurden, und konnte feststellen, daß die Vögel regelmäßig ihren Schnabel in eine Blütenröhre nach der anderen einführten. Fraser und Jameson[2]) beobachteten den Riesenkolibri (*Patagona gigas* Gray) in Ecuador häufig an den *Agave*-Blüten. Ridgway (66) beobachtete gleichfalls Kolibribesuch. Auch aus Peru berichtet Stolzmann[3]) über Kolibris an Agaven. Goldmann[4]) sah die zahlreichen *Agave*-Arten Niederkaliforniens massenhaft von Kolibris besucht. Auch andere Vögel besuchen die Agavenblüten. So sah Jelski[5]) Tanagriden auf ihr. Porsch[6]) beobachtete in Tosari auf Java aus nächster Nähe eine javanische Brillenvogel-Art beim Honigsaugen an den Blüten einer dort angepflanzten Agavenart. In Afrika kultivierte oder verwilderte Agaven werden von Nektariniden besucht. Fritsch[7]) bemerkte in Südafrika an der stellenweise verwilderten *A. americana* Schwärme von *Nectarinia famosa* (L.) und *N. chalybea* (L.), und Fr. Zimmer[8]) berichtet, daß in Mikindani (Ostafrika) an Sisal-Agaven sowohl normaler Nektarbezug als Honigdiebstahl durch Nectariniden ausgeführt wird. Endlich wurde sogar *Parus ater* von Labillardière[9]) an den Blüten der amerikanischen *Agave* beobachtet.

In Europa fehlen der *Agave* ihre wirksamsten Bestäuber, die Kolibris und Honigvögel, und wahrscheinlich ist dies die Ursache, daß sie bei uns meist steril bleibt, da sie bei künstlicher Bestäubung auch in Europa guten Frucht- und Samenansatz hat. Sie wird zwar sehr lebhaft von den Honigbienen besucht, doch können diese infolge der Dimensionen der Blüte höchstens zufällig eine Bestäubung herbeiführen. Überdies schließt die ausgeprägte Protandrie der Blüten eine Selbstbestäubung vollständig aus. Die hie und da eintretende Ausbildung von Früchten und Samen beruht daher nur auf zufälliger Bestäubung, für die wohl am ehesten große Schwärmer, vielleicht (!) auch Meisen, als Urheber in Betracht zu ziehen wären; Beobachtungen über die Art der wirksamen Bestäubung in Südeuropa liegen allerdings nicht vor. Die Blüten werden übrigens wegen ihres Honigreichtums auch von Ratten besucht und verzehrt.

---

[1]) Nach Gould 33, S. 28 und Knuth **102**, Bd. III/2, S. 255.

[2]) Nach Gould l. c., S. 128.

[3]) Stolzmann in Taczanowsky 74, S. 294, 311, 365, 405, 409.

[4]) In Porsch 64, II., S. 241.

[5]) In Taczanowsky l. c., Bd. II., S. 525.

[6]) Porsch, Vogelblumenstudien, 64, I., S. 563, Fußnote 2.

[7]) Nach Knuth **102**, III./1, S. 150.

[8]) In Porsch 64, II., S. 242.

[9]) Nach Fournier 26.

Frucht und Samen. Die Frucht der *A. americana* ist eine längliche, etwas keulenförmige Kapsel (Fig. 507), die am Grunde verschmälert, an der Spitze geschnäbelt ist. Sie ist stumpf dreikantig und gefurcht und wird 4 cm lang. Wie bei allen Agaven steht sie aufrecht und ist holzig, fachwandspaltig und trägt am Schnabel die Reste der Blumenkrone. Die überaus flachen, etwa 0.4 mm dicken, ungefähr dreieckig-halbrunden Samen (Fig. 507 c) sind etwa 8—10 mm lang und 6—7 mm breit. Sie haben eine braunschwarze, dünne, fest anliegende, etwas runzelige, aber matt glänzende Testa, die an den Rändern etwas flügelartig vorsteht. In dem festen Endosperm liegt ein zylindrischer Embryo eingebettet, der seine Wurzelspitze gegen den Nabel des Samens richtet. Die im Verhältnis zu dem geringen Gewicht außerordentliche Flächenausdehnung der Samen, die durch den Saum noch vergrößert wird, bewirkt, daß sie schon von einem geringen Luftzug fortgetrieben werden können, zur Verbreitung durch den Wind also vorzüglich geeignet sind. Da die aufrecht stehenden Kapseln noch lange Zeit an dem vertrockneten Schaft haften bleiben, treibt jeder Windstoß einen Teil der Samen oft auf weite Strecken fort. Die Samen bleiben 2—5 Jahre keimfähig.



Fig. 507. *Agave americana.* a eben aufspringende Kapsel. b Querschnitt durch dieselbe, in einem Fache liegen noch die Samen (nach A. Berger), c reifer Samen (Original B.)

Erwähnung verdient noch eine im Oxforder botanischen Garten gemachte Beobachtung[1]), wonach unter den alten Blättern einer nach dem Blühen, mit Ausnahme der Achselsprosse abgestorbenen Pflanze sich ein Seitensproß ausbildete, der, ohne Laubblätter hervorzubringen, nach Ausbildung einiger Schuppenblätter an der Spitze zwei blasse, schlecht entwickelte Blüten trug, auf den sich also die Fähigkeit zur Blütenbildung gewissermaßen vom Blütenstand fortsetzte.

Endlich wäre noch zu bemerken, daß die Agaven zwar heute eingebürgerte Fremdlinge in Europa sind, in den eocänen Ablagerungen von Sheppey aber nach Ettingshausen[2]) bereits Agaven gefunden wurden.

[1]) Gardners Chronicle 1884/II.

[2]) Nach Leunis 49, Bd. I, S. 718.

20. Familie. **Jridaceae.**

(Bearbeitet von F. Buxbaum.)

Wichtigste spezielle Literatur [1]).

1. Adamovič, Pflanzenwelt der Adrialänder. Jena 1929.
1a. Alfken, D. Erster Beitrag zur Insektenfauna der Nordseeinsel Juist, Abhandl. d. Naturw. Ver. Bremen, XII (1891), Ref.: Bot. Centrbl., 48, S. 46.
1b. Allen, C. L., Bulbs and tuberous-rooted plants. (1911.)
2. Anonymus, Iris breeding, Journ. of Heredity, VII., 1916, S. 502—503.
3. Arber, A. The leaf structure of the Iridaceae considered in relation to the phyllode-theory, Ann. of Bot., XXXV (1921), S. 301—336.
4. — Monocotyledons (in Cambridge Botanical Handbooks) 1925.
5. Arcangeli, G. Sull' *Hermodactylus tuberosus*, Bull Soc. Bot. Ital. Firenze 1895, S. 182—184; Ref. Beih. Bot. Centrbl. 1896, S. 441.
6. Areschoug, Fr. W. Chr. Jemförande undasökningar ofwer bladets Anatomy, Lund 1878.
7. — Bijdrag till grodnappars Morphologi och Biologi. Lund 1857.
8. Baker, J. G. Handbook of the *Iridaceae*, London 1892.
9. — Systema *Iridacearum*, Journal of the Linn. Soc., Bot. XVI, (1878), S. 86.
10. Balicka-Iwanowska, G. Contribution à l'étude anatomique et systématique du genre *Iris* et de genres voisins. Archiv de Science phys. et natur. 3. per. tome 28 (1892), S. 413, und tome 29 (1893), S. 225, Taf. III, IV, V. Ref.: Beih. Bot. Centrbl. 1894, S. 117.
11. Bateson, W. and A. On variations in the floral symmetry of certain plants having irregular corollas, Journ. Linn. Soc., Bot., vol. XXVIII (1890).
12. Battandier, A. Sur quelques cas d' hétéromorphisme, Bull. Soc. Bot. France, XXX. (1883), S. 238.
13. — Contribution à la flore des environs d' Alger, Bull. Soc. Bot. France, XXVIII. (1881), S. 229.
14. Beal, A. C. Gladiolus studies, I. Botany, history and evolution of gladiolus, Corneil Ext. Bull. IX., 1916, S. 93—188.
15. Béguinot, A. Alcune notizie sulla *Romulea* della flora dalmata, Bull. Soc. Bot. Ital. 1906, S. 99.
16. — Di alcune piante nuove o rare per la flora romana, Bull. Soc. Bot. Ital. 1897, S. 32.
17. — Notizie preliminarie sulla biologia florale del genere *Romulea* Mar., Bull. Soc. Bot. Ital. 1899, S. 214.
18. — Osservationi intorno ad alcune *Romulea* della flora sarda. Bull. Soc. Bot. Ital. 1905, S. 171.
19. — Revisione monographica del genere *Romulea* I—III. Malpighia XXI—XXIII, (1907—1909).
20. Benz, R. Die Vegetationsverhältnisse der Lavanttaler Alpen. Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs, XI., Abhandlg. d. Zool.-Bot. Ges., Wien XI, H. 2 (1922).
21. Berckemeyer und Ziegenspeck. Der Mechanismus einiger kontraktiler Wurzeln von Monocotylen, Bot. Archiv, XXVII. (1929), S. 225.

[1]) Die in Bd. I, Abt. 1, S. 24 ff., aufgeführte allgemeine ökologische Literatur wird im folgenden Text mit fetten Ziffern zitiert. Florenwerke sind nur insoweit aufgenommen, als sie nicht lediglich Standortsangaben enthalten.

22. Bernard. Etudes sur la Tubérisation. Rev. Gén. Bot., XIV. (1902).
23. Bernàtsky, S. Iris-Studien, Botanikai Közlemenyek (1909), VIII., Kötel, 2. Füzet.
24. Bernátsky und Janchen, E. Über *Iris spuria* L., *I. spathulata* Lam. und *I. subbarbata* Joo., Österr. Bot. Zeitschr., 1910, Heft 9.
24a. Bouché, C. Beobachtungen über einige europäische *Gladiolus*-Arten, Linnaea XII (1838) S. 477—485.
25. Bowles, E. A. A Handbook of *Crocus* and *Colchicum* for Gardeners, London 1924.
26. Britton and Brown. An Illustrated Flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions, Bd. I, Newyork 1896.
27. Brongniart, Ad. Mémoire sur lesg landes nectarifères de l'ovaire dans diverses familles des plantes Monocotylédones, Ann. Sc. Nat. Botan. 4. sér., Bd. II. (1854), S. 5, T. I—IV.
28. Burgerstein, A. Über die Bewegungserscheinungen der Perigonblätter von *Tulipa* und *Crocus*, Jahresbericht des Erzherzog Rainer-Gymnasiums in Wien, 1902.
29. Burkill, J. H. Fertilisation of spring flowers on the Yorkshire coast. Journ. of Botany Brithish and foreign, XXXV. (1897).
30. Čelakovsky, L. Morphologische und biologische Mitteilungen. I. Über die Narbenlappen von *Iris*. Österr. Botan. Zeitschr., XLIII. (1893), S. 269—271, Taf. XIV.
31. Chappelier, P. Sur l'origine du *Crocus sativus* Linn. (Saffran Officinal). Bull. Soc. Bot. France, XX. (1873), S. 191.
31a. Childs, J. L. The *Gladiolus*, its history, species and cultivation, 1893.
32. Chodat, R. et Balicka-Ivanowska, G. La feuille des Iridées. Essai d'anatomie systématique. Journ. de Botan., VI (1892), S. 220—232, 253—257.
33. Church, A. H. Types of Floral Mechanism., Oxford 1908.
34. Clausen. Über das Verhalten des Antheren-Tapetums bei einigen Monocotylen und Ranales. Botanisches Archiv, XVIII. (1927), S. 1—27.
35. Daniel, L. Sur les racines napiformes transitoires des Monocotylédones. Revue générale de Bot., III. (1891), S. 455.
36. Delpino, F. Aggiunte alla teoria della classificazione delle Monocotyledoni. Mem. R. Acad. Sc. dell Ist. di Bologna 1903.
37. — Applicazione di nuove criterii per la classificatione delle piante. Mem. R. Acad. delle Scienze dell'Ist. di Bologna, sér. 5. vol. VI. (1896), S. 83.
38. Dennert. Anatomie und Chemie der Blumenblätter. Bot. Ctrbl., XXXVIII., S. 470, 514, 550.
39. Dalla Torre. Notiz über die Verbreitungsweise von *Crocus albiflorus* W. et K. Österr. Bot. Zeitschr. (1899), S. 369.
40. Dodel, A. Beiträge zur Kenntnis der Befruchtungsverhältnisse von *Iris sibirica*, in Festschrift für Nägeli und Kölliker (1891).
40a. Dombrain, H. H. The *Gladiolus*, its history, cultivation and exhibition. 1873.
41. Donteau. Note sur une monstruosité du bulbe chez le Glaieul. Rev. Sc. nat. de l'Ouest, 1891, S. 193.
42. Draheim, W. Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwerks von Iridaceen, Amaryllidaceen und Liliaceen. Botanisches Archiv, XXIII. (1929), S. 401.
43. Duchartre, P. Influence de la température sur l'épanouissement et la fermature des fleurs des *Crocus*. Bull. Soc. Bot. France, XXX. (1883), S. 63.
44. Duvernoy, G. Untersuchungen über Keimung, Bau und Wachstum der Monocotyledonen. Stuttgart 1834.
45. Dykes, W. R. A Handbook of Garden Irises, London 1924.
46. — The Genus *Iris*, Cambridge 1913.

47. Eberwein, R. und Hayek, A. Die Vegetationsverhältnisse von Schladming in Obersteiermark. Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs I. Abh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. II, Heft 3 (1904).

48. Erman, C. Über Lichtorientierungen bei *Iris*-Blättern. Bot. Notiser, Lund 1926, S. 45—68.

49. Favarger, L. und Rechinger, K. Die Vegetationsverhältnisse von Aussee in Obersteiermark. Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs II. Abh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. III, Heft 2 (1905).

50. Ferraris, T. Ricerche embriologiche sulle *Iridaceae*. Ann. R. Ist. di Roma, a. IX. (1902), fasc. 3, S. 221.

51. Fiori. Nuova Flora analytica d'Italia, vol. I, Firenze 1923—25.

52. Florentin, P. et Lienhart, R. Présence aux environs de Nancy de *Sisyrinchium bermudiana* L. (Iridée). C. R. Soc. Biol. XC, (1924), S. 1057—1058.

53. Freidenfeldt, T. Der anatomische Bau der Wurzel in seinem Zusammenhang mit dem Wassergehalt des Bodens. (Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen II.) Bibliotheca botanica, XII. (1904), Heft 61.

54. — Über die Formbildung der Wurzel vom biologischen Gesichtspunkte. (Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen I.) Flora, Ergänzungsband 91. (1902), S. 115—208.

55. Freyn, J. Phytographische Notizen, insbesondere aus dem Mittelmeergebiet. Flora LXVII (1884), S. 684.

56. Geier, M. *Iris sibirica*. Gartenwelt, XXVI. (1918), S. 289—291.

57. Gentner. Über die Vorläuferspitzen der Monocotylen. Flora 1905, S. 327—383.

58. Goebel, K. Beiträge zur Entwicklung einiger Inflorescencen. Jahrb. wiss. Bot., XIV. (1884).

59. — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Sammlung Naturwissenschaft und Technik, herausgegeben von Doflein und Fischer, 1908.

60. — Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, 2. Auflage, Jena 1924.

61. — Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biologisches Centralblatt XXIV. (1904) n. 21—24, S. 784.

62. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte.

63. Grassmann, C. Die Septaldrüsen. Flora, LXVII. (1884), S. 113—136.

64. Haeckel, J. Über Iridaceen. Flora, N. F. XXV. (1930), S. 1—82.

65. Hansgirg. Pflanzenbiologische Untersuchungen, Wien 1904.

66. Hayek, A. Die Sanntaler Alpen (Steiner Alpen). Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs IV., Abh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. IV, Heft 2 (1907).

67. — Die xerothermen Pflanzenrelikte in den Ostalpen. Verhandlg. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1908, S. 308—318.

68. Heinricher, E. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Irideenblüte. Gestaltung des inneren Staminalkreises derselben bei *Iris pallida*. Jahresber. d. acad. Naturw. Ver. Graz, V., 1878.

69. — Beiträge zur Pflanzenteratologie und Blütenmorphologie. Sitzber. Kais. Acad. Wissensch. Wien, Abt. I, Bd. 87 (1883).

70. — Erfahrungen bei Selektionsversuchen mit einer mehrjährigen Pflanze (*Iris*). Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre, XXVIII. (1925).

71. — *Iris pallida* Lam., *abavia*, das Ergebnis einer auf Grund atavistischer Merkmale vorgenommenen Züchtung und ihre Geschichte. Biologisches Centrb., XVI. (1896).

72. — Selektionsversuche mit atavistischer *Iris*, 1880—1927, Jena 1928.

73. — Die Teratologie als Behelf der phylogenetischen Forschung. Kosmos VI. (1884), S. 254.

74. Heinricher, E. Versuche über die Vererbung von Rückschlagserscheinungen bei Pflanzen. Zur Blütenmorphologie der Gattung *Iris*. Jahrb. f. wiss. Bot., XXIV. (1892), S. 52—143.

75. — Vorhandensein des inneren Staubblattkreises bei *Iris pallida* Lam. Jahresber. d. Acad. naturw. Ver. Graz, IV. (1878), S. 1.

76. Hendrickson, J. S. Gladioli. Journ. Internat. Gard. Club II. (1918), S. 570 bis 580.

77. Henslow, G. Bees and Crocusses. Gard. Chronic, V. (1876), S. 504.

78. Hesse. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Wurzelhaare. Inaug.-Diss. Gießen 1904.

79. Himmelbaur, W. Zur Entwicklungsgeschichte von *Crocus sativus* L. Tschirch-Festschrift, herausgegeben von H. Thoms, Leipzig 1926.

80. Himmelbaur, W. und Stumme, E. Die Vegetationsverhältnisse von Retz und Znaim. Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs XII. Abh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. XIV, Heft 2 (1923).

81. Hofmeister, W. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen II. Monocotyledonen. Abh. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., VII. (1861).

82. — Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. wiss. Bot., I (1858).

83. Hottes, A. C. *Gladiolus* studies. I. Botany, history and evolution of the Gladiolus. II. Culture and hybridisation of the Gladiolus. III. Varieties of the Garden-Gladiolus. Cornell Extension Bull. IX. (1916), S. 93—188, X. (1916), S. 195 bis 271, XI. (1916), S. 277—451; mit 68 Fig.

84. Irmisch, Th. Morphologische Beobachtungen an einigen Gewächsen aus den natürlichen Familien der Melanthaceen, Irideen und Aroideen. Abh. d. Naturw. Ver. f. Sachsen u. Thüringen in Halle, Bd. I. Berlin 1856.

85. Jung, H. *Iris pumila*. Illustr. Zeitschr. f. Pflanzenzucht im Zimmer, II. (1886), S. 112.

86. Kirchner, O. Blumen und Insekten. Leipzig-Berlin 1911.

87. Klatt, F. W. Ergänzungen und Berichtigungen zu Bakers „Systema *Iridaccarum*". Abh. Naturforsch. Ges. z. Halle, XV. (1882).

87a. — Beitrag zur Kenntnis der Irideen, Linnaea XXXV (1867/8) S. 291—308.

88. Knoll, F. Insekten und Blumen. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. XII, Heft 1 (1921), 2 (1922), 3 (1926).

89. — Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbedeckten Pflanzenteilen. Ein Beitrag zur experimentellen Ökologie der Gattungen *Iris*, *Cotyledon* und *Nepenthes*. Jahrb. f. wissensch. Bot., LIV. (1914), S. 448 bis 498; Ref. Bot. Centralb., CXXVIII, S. 322.

90. Knuth, Bloemenbiologische Bijdragen. Botanisch Jaarboek, 1897.

90a. Koch, W. D. J. Charaktere der deutschen *Gladiolus*-Arten. Deutsch. Naturf.-Versamml. Ber. 1840, S. 122—123.

91. Kraus. Über die Wasserverteilung in der Pflanze. I. Festschr. d. Naturf. Ges., Halle 1879, II. Abh. d. Naturf. Ges., Halle 1880.

92. Kroemer, K. Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca botanica, XII. (1903), Heft 59.

93. Lewin, M. Bidrag till hjertbladets anatomi hos Monocotyledones (Beitrag zur Keimblattanatomie der Monocotylen), Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps Acad. Handlingar, XII., Bd. III, Afdel. Nr. 3 (1887).

94. Lindinger, L. Zur Anatomie der Monocotylen-Wurzel. Beih. z. Bot. Centrbl., Bd. XIX, Abt. I. (1906), S. 321—358.

95. Loew. Lebensverhältnisse des *Crocus albiflorus*. Verh. d. Bot. Ver. Brandenbg. (1907), S. 200—211.

96. Magnin, A. La polychromie polytaxique florale à propos des variétés „blanche et violette“ des *Crocus vernus*. Arch. de la flore jurassique, Nr. 64, VII ann. (1906).
97. Martelli, U. Monocotyledones sardoae, fasc. II. Rocca S. Casc. 1896—1904.
98. Massart, J. Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. Bull. Jard. bot. de l'Etat à Bruxelles, I. (1903).
99. Maw. The Genus *Crocus*, London 1886.
100. — On the life history of a *Crocus* and the classification and geographical distribution of the genus. Journ. Linn. Soc., London 1882.
101. Meyer, A. Über Stärkekörner, die sich mit Jod rot färben. Ber. Deutsch. Bot. Ges., IV. (1886), S. 337.
102. — Untersuchungen über die Stärkekörner, Jena 1895.
103. Meylan, Ch. (Kleine Antwortnotiz) Le Rameau de sapin, Bd. 40 (1906), Nr. 8.
104. Miyake, K. and Imai, K. On the inheritance of flower color in *Sisyrinchium angustifolium*. Bot. Mag, Tokyo XXXV (1921), S. 261—265. Japanisch mit englischer Zusammenfassung. Ref. Bot. Centrb., CXLIII.
105. Müller, P. Om Regnormenes Forhold til Rhizomplanterne isaer i Bøgeskove. En biologisk Undersøgelse, Oversigt over det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger 1894, S. 49—101.
106. Nagy, J. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der *Iris*-Samen. Botanikai Közlemenyek, XXIV. (1927), S. 30—47.
106 a. Neubert, W. Über *Gladiolus* und deren Kultur. Deutsche Mag. Gart. u. Samen v. 1863, 358—362.
106 b. Nevole, J. Das Hochschwabgebiet in Obersteiermark. Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs V., Abh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien Bd. IV. Heft 4. 1908.
107. — Vegetationsverhältnisse des Ötscher-Dürrensteingebietes in Niederösterreich. Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs II. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien II. Heft 3 (1904).
108. Paasche, E. Beiträge zur Kenntnis der Färbungen und Zeichnungen der Blüten und der Verteilung von Anthocyan und Farbstoff in ihnen. Inaug.-Diss. Göttingen 1910.
109. Pandiani, A. I fiori e gli insetti; Osservatione di staurogamia, fatte sulla flora dei dintorni di Genova. Genova 1904.
110. Parlatore. Flora italiana, vol. III. Firenze, 1848/67.
111. Payer, J. B. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.
112. Pfeffer, W. Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873.
113. Planchon, J. E. Des Hermodactes au point de vue botanique et pharmaceutique. Ann. sc. nat. 4. sér. Bot. IV. (1855), S. 133—175.
114. Ponzo. L'autogamia nelle piante fanerogame. Nuovo Giorn. Bot. Ital. n. ser., vol. XI. (1905), S. 604.
115. Reid. Bees and Garden-Crocus. Trans. Entomol. Kent. Soc., I. (1886), S. 40.
116. Rimbach, A. Einteilung der geophilen Pflanzen. Beih. Bot. Centrbl. XLVI (1930), S. 392.
117. — Über die Tieflage unterirdisch ausdauernder Pflanzen, Ber. Deutsch. Bot. Ges., XIV. (1896), S. 164—168.
118. — Die contractilen Wurzeln und ihre Tätigkeit. In Fünfstücks Beitr. z. wissensch. Bot., II. Abt. 1. (1897), S. 1—28.
118a. Roemer. Pflanzenwelt der Burzenländer Berge. Wien 1898.
119. Roß, H. Anatomia comparata delle foglie delle *Irideae*. Malpighia, VI., S. 90—116, 179—205; VII., 345—390. Ref. Beih. Bot. Centrb. 1894, S. 231.
120. Royer, Ch. Note sur le sommeil des fleurs. Bull. Soc. Bot. France, XII. (1865), S. 31—35.

121. Rüter, E. Über Vorblattbildungen bei Monocotylen. Flora, N. F. X. (1918), S. 193—261.
122. Sandhack, H. A. Dahlien und Gladiolen, ihre Beschreibung, Kultur und Züchtung, Berlin 1927.
123. Sawyer, M. L. Crossing *Iris pseudacorus* and *I. versicolor*. Bot. Gaz., LXXIX. (1925), S. 60—72. Ref. Bot. Centrb., 148., S. 24.
124. — Pollen tubes and spermatogenesis in Iris. Bot. Gaz., LXIV. (1917), S. 159—164.
125. Schacht, H. Neue Untersuchungen über die Befruchtung von *Gladiolus segetum*. Bot. Zeit., XVI. (1858).
126. — Über Pflanzenbefruchtung. Jahrb. wiss. Bot., I. (1858).
127. — Zur Befruchtung von *Crocus vernus*, Flora 1858.
128. Scharfetter, R. Die Vegetationsverhältnisse von Villach in Kärnten. Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs VII. Abh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. VI., Heft 3. (1911).
129. Schletterer, A. Zur Bienenfauna des südlichen Istrien, Pola 1895.
130. — Zur Hymenopterenfauna von Istrien. IV. Jahresbericht des k. k. Staatsgymnasiums zu Pola.
131. Schlicht. Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Mykorrhiza. Inaug.-Diss. Berlin 1889.
132. Schlikum, A. Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotylen. Inaug.-Diss. Marburg 1895, Stuttgart 1896.
133. Schniewind-Thies, J. Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien, Jena 1897.
134. Schroeter, C. Das Pflanzenleben der Alpen, II. Aufl., Zürich 1926.
135. Schumann, K. Praktikum für morphologische und systematische Botanik, Jena 1904.
136. — Sproß- und Blütenentwicklung in der Gattung *Crocus*, nebst einigen Bemerkungen über die Gipfelblüten. Bot. Zeitg. (1894), S. 29.
137. — Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß, Leipzig 1890.
138. Schwarz. Die Wurzelhaare der Pflanzen. Ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe. Untersuchungen a. d. Bot. Inst. Tübingen, I. (1883), Heft 1.
139. Scotti, L. Contributione alla biologia fiorale delle „*Liliiflorae*“. Ann. di Bot., II. (1905), S. 511.
140. Seemann, A. Le développement des stomates d'*Iris germanica* L. Bull. Soc. Bot. Genève, XVII. (1925), S. 122—126.
141. Seignette, M. A. Recherches sur les tubercules. Rev. Gén. Bot., I. (1889), S. 516.
142. Seybold, A. Über die Drehung bei der Entfaltungsbewegung der Blätter. Goebels Bot. Abh., Jena 1925, Heft 6.
143. Shull, J. M. Frost injury in *Iris* and *Diervilla*, Journ. of. Heredity, XV. (1924), S. 29—32.
144. Singhof, L. Über den Gefäßbündelverlauf in den Blumenblättern der Iridaceen. Beih. Bot. Centrb., XVI. (1904), S. 111.
145. Taliew, W. Über den Polychroismus der Frühlingspflanzen. Beih. Bot. Centrbl., X (1901), S. 562.
145a. Tausch, J. F. Botanische Beobachtungen Nr. 57—58 Flora (1836.) S 421—422.
146. Van Tieghem. Recherches sur la structure du pistil. Ann. Sc. nat. Bot., 5. sér., vol. IX. (1868), S. 127.
147. — Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Mém. pres. p. divers. savants à l'Acad. de Sc. de l'Inst. Imp. de France, v. XXVI. (1857).
148. Terraciano, A. Sulle radici transitorie delle Monocotiledoni. Rend. Congr. bot. naz. di Palermo nel Maggio 1902. Palermo 1907, S. 117.

149. Trécul, A. De la théorie carpellaire d'après les Iridées. Comptes. Rend., Acad. Sci. Paris LXXXI (1875).
150. Troll, W. Organisation und Gestalt im Bereiche der Blüte, Berlin 1928.
151. Urban, J. Zur Biologie der einseitswendigen Blütenstände. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1885.
152. Velenovsky. Vergleichende Morphologie der Pflanzen Prag, ohne Jahreszahl.
153. Voechting. Über die Zygomorphie und deren Ursachen. Jahrb. wiss. Bot., XVII. (1886).
154. Vollmann. Flora von Bayern, Stuttgart 1914.
155. De Vries, V. Über Verkürzung pflanzlicher Zellen durch Aufnahme von Wasser. Bot. Zeit., XXXVII. (1879), S. 648.
156. Wehrhahn, H. R. Die Gartenstauden.
157. Woenig. Die Pusztenflora der großen ungarischen Tiefebene. Leipzig 1899.
158. Wolff. Zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und biologischen Bedeutung der Blütennektarien. Bot. Archiv, VIII. (1924), S. 305—344.
159. Wydler, H. Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse, Monocotylen. Berner Mitteilungen d. Naturforsch. Ges. Bern aus dem Jahre 1872, Bern 1873.
160. — Morphologische Beiträge. 3. Symmetrie der Blüte von *Gladiolus communis*. Flora 1845, S. 454.
161. — Morphologische Bemerkungen. Flora 1853, S. 17—26.
162. — Morphologische Notizen, Nr. 4. Flora 1845, S. 56.
163. Zenari, S. Sopra alcune forme italiane del genere *Gladiolus*. Nuov. Giorn. Bot. Ital., n. s., XXXIV. (1927), S. 1363—1374.

1. Gattung. **Romulea Maratti, Fadennarbe.**

1. Romulea bulbocodium (L.) Seb. et M. — Gemeine F.

Die Gattung *Romulea* wird für gewöhnlich an zweiter Stelle im System der Iridaceen genannt, während die Gattung *Crocus* die erste Stelle einnimmt. Diese Anordnung ist meines Erachtens nicht haltbar, da alle Tatsachen dafür sprechen, daß wir in *Romulea* die ursprünglichere Form besitzen, von der sich sowohl *Crocus*, als auch die weiteren Iridaceen, zumindest die der alten Welt, ableiten lassen[1]). Ich behandle dieser Auffassung gemäß zunächst die Gattung *Romulea* und führe *Crocus* erst als zweite Gattung. (B.)

Verbreitung: Das Areal der Gattung erstreckt sich von Südafrika bis in die Mittelmeerländer und ferner längs der atlantischen Küste Südwesteuropas bis zu den Kanarischen Inseln und den Azoren. Spärlich ist die Gattung im tropischen Afrika vertreten. Nur eine Art, *Romulea bulbocodium* reicht von allen ca. 73 Formen bis ins mitteleuropäische Gebiet. Diese Art besitzt überhaupt von allen *Romulea*-Spezies das größte Verbreitungsgebiet. Es erstreckt sich von Ost-Frankreich bis Kleinasien und Persien, umfaßt auch den westlicheren Teil Nordafrikas und zieht sich über die ganzen Mittelmeerländer im weiteren Sinn einschließlich der meisten Inseln. Entsprechend dem weiten und klimatisch sehr differenzierten Areal der Gesamtart, zerfällt *R. bulbocodium* in eine Reihe von Formen, von denen nur die var. *typica* Bég. und die var. *sublutea* Bég. ihre Vorposten ins mitteleuropäische Gebiet erstrecken, deren Areal daher eingehender besprochen werden soll.

R. bulbocodium var. *typica* Bég. bewohnt den mittleren Teil des Gesamtareales. In Südfrankreich wird sie von mehreren Punkten, namentlich der Umgebung

[1]) Die exakte Begründung dieser Auffassung werde ich in einer späteren Spezialarbeit geben.

von Montpellier, St. Trapez, Nizza und den östlichen Pyrenäen angegeben. Von der Riviera reicht sie über Ligurien, wo sie auf wenige Standorte beschränkt ist, nach Italien, welches sie bis einschließlich Sizilien bewohnt. Von Oberitalien aus reicht sie in unser Gebiet. Sie kommt auf Istrien und im Küstenlande in der Umgebung von Triest, Parenzo, Rovigno, Dignano und Pola vor und wurde auf der Insel Ciclo bei Medolina und auf Lussin bei S. Martino gefunden. Hier kommt sie gemeinsam mit der var. *sublutea* Bég. vor. Weiter reicht die Verbreitung der var. *typica* über die Herzegovina, Montenegro und Epirus nach Griechenland und über die ägäische Inselwelt und erstreckt sich endlich bis Kleinasien, wo sie bei Smyrna vorkommt.

Enger begrenzt ist das Areal von *R. bulbocodium* var. *sublutea* Bég., die man als die (Kroatisch-) Dalmatinische Lokalrasse betrachten kann. In Südistrien kommen auch Zwischenformen mit var. *typica* vor, sonst findet man stets die rein ausgeprägte Varietät. Besonders verbreitet ist sie um Fiume und reicht von hier aus durch ganz Dalmatien, wo sie bei Zara, auf der Halbinsel Punta d'Ostro, bei Rosgosnizza, Spalato, Ragusa, Sebenico und auf den Inseln Curzola, Lesina (Hvar), Meledo, Pago und Trau gefunden wurde, aber wohl auch sonst weit verbreitet ist.

Standorte: *R. bulbocodium* ist ausgesprochen bodenvag, dabei aber auch deutlich thermophil. Sehr gerne hat sie, namentlich in kühleren Gegenden gezogen, sandigen, durchlässigen Boden. Die Sandböden an der Meeresküste und im Schwemmsandgebiete, die bald feucht, bald trocken sind, gehören auch zu ihren bevorzugten natürlichen Standorten; Salzgehalt des Bodens scheint ihr demnach nicht zu schaden, obwohl er sicher nicht zu ihrem Gedeihen notwendig ist. Entsprechend ihrer Vorliebe für heißen, durchlässigen Grund trifft man sie auch auf Felsentriften und Steinfluren, aber auch auf trockenen Wiesen und Weiden. Anderseits kommt *R. bulbocodium* aber auch auf tonigen, feuchten Böden, z. B. auf kleinen Grasplätzen in der mediterranen Macchie und als Vorfrühlingsblüher an schütteren Stellen der sommergrünen Eichen- und Mannaeschenwälder vor, gemeinsam mit *Crocus dalmaticus*, *Galanthus graecus*, *Scilla bifolia*, *Anthemis Chia*, *Draba praecox*, *Cardamine hirsuta* und selbst *Colchicum Bertolonii* usf. Auch in der Höhenlage ist sie nicht wählerisch, da sie von der Meeresküste und der Tiefebene bis in die Bergregion vorkommt, wo sie dann und wann bis auf 1400 m Seehöhe emporsteigt. In der Bergregion bevorzugt sie die Felsen und Steinfluren als Standort. (Vergl. Béguinot 19, Adamovič 1, Ascherson-Graebner, Wehrhahn 156.)

Die Keimung (Fig. 508) wurde von Béguinot (19) studiert und ausführlich beschrieben. In leicht befeuchtetem Boden und bei einer Temperatur von 18—20° keimten die Samen aller *Romulea*-Arten leicht in 3 bis höchstens 4 Wochen, gleichgültig, ob sie im Herbst, Winter oder Frühling ausgesät wurden; allerdings wurden die Saaten im Gewächshaus ausgeführt. Ob die Keimung unter normalen Verhältnissen im Herbst, nach den ersten Regenfällen oder erst im zeitigen Frühjahr erfolgt, konnte nicht nachgewiesen werden. In der Tiefebene von Padua in trockenem wie feuchtem Boden im September oder Oktober frei ausgesäte Samen keimten, gingen aber durch den Eintritt des Winters zugrunde. Béguinot glaubt darauf das Fehlen der Gattung bei Padua und im übrigen kühleren Europa zurückführen zu müssen.

Eingeleitet wird die Keimung durch ein starkes Quellen der Samen, die hierdurch kugelförmig werden. Die Keimwurzel durchbricht hierauf die Testa in der Gegend der Micropyle, die mit dem 2—3 mm von ihr entfernten Hilum durch eine selbst am gequollenen Samen deutlich erkennbare Raphe verbunden ist. Je nach der Lage des Samens, wendet sich die Keimwurzel direkt oder in einem Bogen in die Tiefe. Auf sie folgt unmittelbar das Keimblatt, an welchem man drei Abschnitte unterscheiden kann. Unmittelbar an die Keimwurzel schließt sich der 3—5 mm lange röhrige Teil an, welcher der Keimblattscheide entspricht und wie der Scheidenteil der späteren Blätter ringsum vollständig geschlossen ist. Auf diesen Abschnitt

folgt ein 1—2 mm langes, zylindrisches Stielchen, welches seinerseits in den etwas keulenförmigen, im Endosperm des Samens steckenden Teil übergeht. Dieser letztere Teil bleibt mit dem Endosperm in inniger Verbindung und dient der Aufsaugung der Reservestoffe desselben, die so langsam erfolgt, daß sie erst in 15 bis 30 Tagen nach der Keimung beendet ist. Noch lange vorher tritt das erste Blatt aus der Keimblattscheide, die von ihm einfach durchbrochen wird, hervor. Es entspringt, konzentrisch innerhalb der Keimblattscheide inseriert, aus dem noch sehr unentwickelten Kaulomteil des Keimlings. Dieses Blatt, welches eine Länge von 15—20 mm erreicht, ist durchwegs hohl, aber rings geschlossen. Es besteht demnach nur aus dem Scheidenteil eines Blattes und entspricht dem auch in den späteren Vegetationsperioden zuerst erscheinenden ersten Scheidenblatt. Das zweite

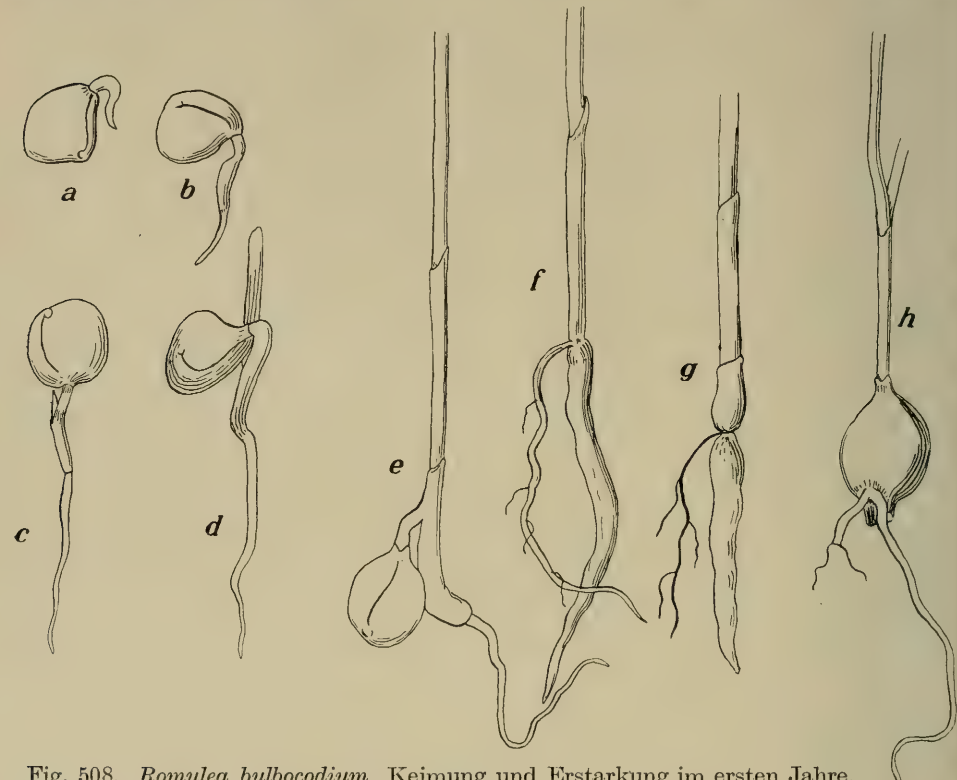


Fig. 508. *Romulea bulbocodium.* Keimung und Erstarkung im ersten Jahre. (Nach Béguinot.)

Primordialblatt ist abermals konzentrisch zu dem vorherigen rings um den Vegetationskegel inseriert und durchbricht das erste Scheidenblatt schräg an dessen Spitze. Auch dieses 5—8 cm lang werdende Scheidenblatt ist anfangs rings geschlossen, wird aber später an einer bestimmten, seitlich gelegenen Stelle von einem oder mehreren Blättern, die alle wieder konzentrisch ineinander gesteckt erscheinen, durchbrochen. Von den Blättern der späteren Vegetationsperioden unterscheiden sich die Blätter des Keimlings im ersten Jahre dadurch, daß sie statt der für das erwachsene Blatt charakteristischen, 4 spaltöffnungsführenden Längsfurchen, deren nur zwei besitzen. (Fig. 525).

Béguinot, (19, S. 15) fand nun bei seinen in Rom angestellten Keimversuchen, daß die Keimpflanze in diesem Stadium ihre erste Vegetationsperiode

abschloß; dasselbe geschah auch bei einigen der in Padua gezogenen Keimlinge, während die übrigen sich noch bis zur fertigen Ausbildung der ersten Knolle weiterentwickelten. Béguinot spricht daher die Ansicht aus, daß zur richtigen Zeit ausgesäte *Romulea*-Samen stets noch vor der Ruheperiode die Knolle ausbilden, was ich an den Kulturen im Grazer botanischen Garten bestätigt fand.

Ein bis zwei Monate nach Beginn der Keimung, wenn die Keimwurzel ihre volle Ausbildung erreicht und sich reichlich verzweigt hat, beginnt, schon ausschließlich durch die Assimilation der inzwischen herangewachsenen Blätter ernährt, die Keimpflanze eine dickfleischige, rübenähnliche Wurzel senkrecht in den Boden zu treiben. Es ist dies eine Zugwurzel, die, anfangs prall fleischig und mit glatter Oberfläche, sich unter Schrumpfung mehr und mehr verkürzt und die Pflanze, deren Knolle sich eben zu entwickeln beginnt, allmählich in die Tiefe zieht. Die primäre Wurzel wird von dieser Rübenwurzel zur Seite gedrängt und beendet damit ihre Funktion. Die Funktion der Rübenwurzel ist eine doppelte. Da sie zunächst mit Reservestoffen gefüllt ist, erkennt man, daß sie vor der Entwicklung der Knolle als ein, gewissermaßen provisorisches, Speicherorgan dient, welches diese Funktion später der sich entwickelnden Achse übergibt; später tritt die starke Kontraktion ein und die Wurzel zieht nun die Keimpflanze in die Tiefe. Hat dann die Kontraktion ihr Maximum erreicht, so ist damit die Tätigkeit und der Zweck der Rübenwurzel beendet und sie stirbt ab. Inzwischen hat sich jedoch die erste Knolle aus dem 3. und 4. Internodium der Achse gebildet. Vom Keimblatt sind alle Reste verschwunden, dagegen hat sich das erste und zweite Scheidenblatt weit bauchig erweitert und umhüllt nun die etwas schiefkugelige Knolle (Fig. 509). Das erste der beiden ist kollabiert und mit dem zweiten verklebt. Das erste Laubblatt endlich sitzt mit einer trichterartig erweiterten Basis wie eine Kappe auf der oberen Kugelfläche der Knolle auf und schließt so den ziemlich weit entwickelten nächstjährigen Trieb vollständig in seinem Inneren ein. Die Knolle entwickelt sich auf der einen Seite stärker, so daß die Wurzeln schließlich nicht genau unter ihr, sondern seitlich verschoben stehen; dementsprechend ist auch die bauchige Erweiterung der Scheiden auf der einen Seite flach halbkugelig, auf der anderen sackartig nach unten erweitert. Die innere Scheide wird dabei an der tiefsten Stelle bedeutend verdickt, so daß die Knolle, samt ihren Hüllen, von außen betrachtet, auf einer Seite eine etwa halbkreisförmige, scharf vorgeschobene Kante aufweist, die ihren tiefsten Punkt darstellt. Namentlich die innere Hülle verholzt und wird zu einer lederigen, bräunlichen Schale, welche die verdickten Achsenteile, wie auch den nächstjährigen Trieb einhüllt und schützt. Schließlich stirbt zugleich mit den Wurzeln das Laubblatt und der röhrige enge Teil des Scheidenblattes ab und die Knolle geht in die Ruheperiode ein, die als sommerliche Trockenruhe bezeichnet werden muß. (B.)



Fig. 509. *Romulea bulbocodium.* Schema des Sämlings mit fertig entwickelter Knolle. (Original B.)

Die nächste Vegetationsperiode beginnt nach Béguinot etwa im September mit den ersten herbstlichen Regenfällen (Fig. 510). Zunächst treten aus der verdickten Kante der Knolle, deren Hülle dabei durchbohrt wird, zahlreiche feine Adventivwurzeln in einer Reihe nebeneinander hervor. Aus der Triebknospe entwickeln sich nun

4—5 Blätter, deren 2 oder 3 äußerste reine Scheidenblätter ohne Spreite sind. Hiebei wird die Knolle allmählich ihrer Reservestoffe beraubt und schrumpft mehr und mehr ein. Etwa nach einem Monat ist die alte Knolle erschöpft und nun entwickelt sich an der Stelle, an der der neue Trieb der alten Knolle aufsitzt, aus dem neuen Stengelgrund abermals eine kräftige Rübenwurzel. Sie durchbricht die Hüllen an ihrem Grunde und senkt sich in die Tiefe, wobei sie sich noch durch zahlreiche feine Seitenwurzeln verankert. Bald beginnt ihre Kontraktion und die ganze Pflanze



Fig. 510. *Romulea bulbocodium.* Entwicklung im zweiten Jahre und Tätigkeit der Zugwurzel. a K = alte Knolle. (Nach Béguinot.)

wird nun samt dem Rest der alten Knolle in die Tiefe gezogen, wobei die alten Hüllen wie ein Helm ober dem neuen Grund der Pflanze stecken bleiben. Nun beginnen sich wieder die unteren Achsenteile zu einer neuen Knolle auszubilden, die im wesentlichen der ersten gleicht. Schließlich entwickelt sich an der Spitze der neuen Knolle die erste Blütenknospe, womit die Erstarkungsperiode abgeschlossen ist. (Béguinot 19, B.)

Bewurzelung: Im Wurzelwerk von *Romulea* können wir zwei Typen unterscheiden: Fadenförmige Wurzeln, zu denen sowohl die Keimwurzel als auch die

stets in größerer Zahl auftretenden ersten Wurzeln jedes Jahrganges gehören, und die rübenförmig verdickten Wurzeln, deren jede Vegetationsperiode nur eine hervorbringt. Die Fadenwurzeln besitzen unter dem Epiblem eine mehrschichtige Exodermis, unter der sich nur mehr wenige Schichten eines lockeren Rindenparenchyms befinden. Eine Endodermis, aus rings verdickten und verholzten Zellen gebildet, schließt den zarten Zentralzylinder ein, der durch ein Zentralgefäß charakterisiert ist. Da diese Wurzeln zu Beginn der Vegetationszeit auftreten, bevor eine Assimilation stattfinden kann, und, sobald die Reservestoffe der vorjährigen Knolle verbraucht sind, mit dieser zugleich absterben und die weitere Ernährung der Pflanze der Rübenwurzel und deren Seitenwurzeln übergeben, scheint ihre Hauptaufgabe die Wasserversorgung während der ersten Entwicklungsstadien zu sein, während die Ernährung der assimilierenden Pflanze bereits zum größten Teil von der Rübenwurzel besorgt wird. In der Rübe der Keimpflanze kann man im Rindenparenchym eine äußere, großzellige und eine innere kleinzellige Schichte unterscheiden. An der Rübenwurzel erwachsener Pflanzen gliedert es sich in eine Schichte von großen, kugeligen Zellen, auf die nach innen zu eine Zone kleiner, polygonaler und schließlich eine Zone kleiner, kugeliger Zellen folgt. Anfangs, solange die Wurzel nicht kontrahiert wird, sind alle Teile des Rindenparenchyms mit Reservestoffen angefüllt. Das Kontraktionsstadium, während dessen die Reservestoffe wieder verbraucht werden, bringt eine Verkürzung und Abplattung der Zellen der äußersten Zone in tangentialer, und eine Abplattung und Verlängerung in radialem Sinne der Zellen der zweiten Zone mit sich. Die innerste Rindenschichte bleibt unverändert. Offenbar liegt die Hauptarbeit der Kontraktion in der äußersten Zone des Rindenparenchyms. Diese rübenartigen Wurzeln, die der besprochenen Art auch den Namen „*R. bulbocodium*“ gegeben haben und schon Plinius bekannt waren, wurden — zum Teil allerdings nicht an *Romulea* selbst, sondern an den verwandten Gattungen — wiederholt beschrieben und studiert. Die Ansichten über ihren eigentlichen Hauptzweck gehen jedoch sehr auseinander. Als unbestrittene Tatsache kann man ihr drei Hauptfunktionen zuschreiben: 1. als Absorptionsorgan, 2. als periodischer Reservestoffspeicher, und 3. als Zugwurzel, die die Pflanze einesteils in die Tiefe befördert und anderseits ihr Emporsteigen durch das terminale Wachstum verhindert. Daß ihre erste Funktion, als Absorptionsorgan nicht die wichtigste ist, wird von niemand angezweifelt. Ja ich glaube sogar, daß nicht die Rübenwurzel selbst, sondern ihre fadenförmigen Seitenwurzeln diese Aufgabe eigentlich erfüllen. Denn in steinigem, sandigem Boden, wie ihn die *Romulea*-Arten lieben, ist ein ausgebreitetes Wurzelsystem nötig, um die notwendige Menge von Nährsalzlösung aufzunehmen; eine noch dazu senkrecht stehende Wurzel mit verhältnismäßig so geringer Oberfläche wäre kaum imstande, diesen Zweck zu erfüllen, umsomehr, als sie nicht einmal reich mit Wurzelhaaren versehen ist. Irmisch (88, Abt. V), Fittmann, [1]), De Vries (155), Rimbach (118), Massart (98), von Berg (9) und Béguinot (19) halten sie der Hauptsache nach für eine Zugwurzel, ja Irmisch glaubt sogar, daß die Reservestoffe beim Absterben der Rübenwurzel mit dieser für die Pflanze verloren gehen, was direkt einem Verlust, einem Schaden für die Pflanze entsprechen würde (Irmisch 84). Donteau (41), der die Rübenwurzel bei *Gladiolus* beobachtete, hält sie für eine zufällige, monströse Bildung, die als Absorptionsorgan und Zugwurzel diene. Besonders auch Seignette (141) legt dar (u. zw. für *Crocus*), daß die Knolle als indeterminiertes Achsenorgan mit terminalem Wachstum betrachtet werden müsse, welches unbedingt mit der Zeit aus der Erde hervorwachsen müßte, wenn es nicht um den jährlichen Höhenzuwachs wieder von der Zugwurzel in die Tiefe gerückt würde. Béguinot führt aus, daß bei seinen Kulturversuchen, ganz unabhängig vom Abstand der Knolle von der Erdoberfläche, stets Rübenwurzeln

[1]) Fittmann, J. A. Botanisch-karpologische Bemerkungen. Flora II. (1819), S. 651.

ausgebildet wurden, selbst wenn sich die Knolle schon in einer gewissen, bedeutenden Tiefe befand. In solchen Fällen glaubt er, sie als hereditäres Organ betrachten zu müssen, welches sich unabhängig von einem Außenreiz entwickelt. Nach meinen eigenen Untersuchungen an Herbarmaterial scheint es mir allerdings doch, daß alte Pflanzen nicht immer Zugwurzeln, d. h. die besprochene Rübenwurzel ausbilden, da, wie ich weiter unten zeigen werde, meist mehrere Jahrgänge in einer gemeinsamen, mehr oder weniger stark vermoderten Hülle zu finden sind, die bei der Tätigkeit einer Zugwurzel gewiß abgestreift worden wäre. Jedenfalls erfordert diese Frage noch langjährige Kulturversuche mit älteren Exemplaren, die nicht in Töpfen, sondern in tiefgründigen Kulturgefäßen durchzuführen wären. Ich möchte dabei nur auf die oft ganz unglaubliche Tieflage von *Colchicum*-Knollen hinweisen. In diesem Zusammenhang möchte ich gleich die Einrichtung der Kontraktion, wie sie gleichfalls von Béguinot geschildert wird, besprechen. Keimpflanzen werden von der ersten Rübenwurzel so tief in den Boden gezogen, daß sie am Ende der ersten Vegetationsperiode 4—8 mm unter der Erdoberfläche liegen. Ich beobachtete an Keimlingen von *R. purpurascens* im Botanischen Garten in Graz sogar noch tiefere Lagen, oft reichlich 1,5 cm unter der Oberfläche. Nach drei Vegetationsperioden fand Béguinot die Pflanze 20—30 mm unter die Oberfläche versenkt. Da die Entwicklung der Rübe eben in die Periode fällt, da die alte Knolle entleert und dadurch dünn wird, ihre Kontraktion aber eben in dem Augenblick einsetzt, da noch keine neue Knolle ausgebildet ist, setzt die nun dünne und glatte Pflanze der Versenkung keinen wesentlichen Widerstand entgegen, umsomehr, als ja die unter ihr liegende Erde bereits von der dicken Rübenwurzel weitgehendst aufgelockert ist. Ist doch die Rübenwurzel dicker als die ihr in die Tiefe nachfolgende Pflanze selbst. Da nun die Rübe überdies nicht zentral, sondern etwas seitlich entspringt, wird nicht nur eine Bewegung nach der Tiefe, sondern auch nach der Seite erzielt. Endlich wird durch das immer wiederkehrende Emporsteigen und Versenken der Pflanze der Boden auch über ihr günstig verändert und aufgelockert und kann infolgedessen besser das Regenwasser aufnehmen. Alles in allem wäre das eine ganze Reihe von Argumenten, die für die Hauptfunktion als Zugwurzel sprechen würden, ausgenommen die nicht sicher gestellte Tatsache, daß die Ausbildung der Rübe unabhängig von der Tieflage der Knolle erfolgt, für die Béguinot eben die unbefriedigende Erklärung eines Atavismus heranziehen muß. Dennoch kann mich diese Ansicht durchaus nicht befriedigen und glaube ich mehr der von Terraciano (148) und namentlich Daniel (35) ausgesprochenen Auffassung folgen zu müssen, die das Hauptgewicht auf die Funktion als Reservestoffspeicher legen. Terraciano begründet das Auftreten der Rübenwurzel damit, daß beim Eintritt der Vegetationsperiode die Pflanze noch nicht imstande sei, die nötigen Stoffe aus dem Boden aufzunehmen und ihr diese nun von den Vorräten der Rübe geliefert werden. Ich muß nun gestehen, daß mir diese Erklärung nicht ganz einleuchtet. Denn wenn die Rübe ausgebildet wird, ist die Vegetationszeit doch schon in vollem Gange und die Reservestoffe der Rübe sind doch eben bereits durch die Assimilationstätigkeit der Blätter entstanden. Zu Beginn der nächsten Periode ist jedoch die Rübe längst vermodert, und die Entwicklung erfolgt nun aus den Reservestoffen der Knolle! Wenn Béguinot meint, daß die *Romulea*-Arten infolge ihrer extrem xerothermen Standorte es energisch verhindern müssen, daß ihre Knolle zu nahe an die Oberfläche geraten, und darum die Hauptfunktion in der Kontraktion sieht, so wäre dem entgegenzuhalten, daß doch in diesem Falle die Ausbildung mehrerer, aber nicht fleischiger Zugwurzeln, dieser Aufgabe eher besser denn schlechter gerecht werden könnten. Denn eine, noch dazu mit Reservestoffen erfüllte Wurzel kann leicht äußeren Umständen, wie namentlich Tierfraß, zum Opfer fallen, mehrere haben eher Aussicht, wenigstens zum Teil erhalten zu bleiben und die so lebenswichtige Versenkung der Knolle bewerkstelligen zu können. Man könnte höchstens einwenden,

daß in schotterigen Böden durch die Dicke der Zugwurzel erst Raum für die zu versenkende Knolle geschaffen werden muß, doch kann man dem wieder entgegenhalten, daß einesteils bei älteren Pflanzen, die einmal die nötige Tiefe erreicht haben, nur mehr eine Versenkung in den durch das Schwinden der alten Knolle geschaffenen Hohlraum nötig sei, und daß anderseits auch bei anderen, mit dünnen Zugwurzeln versehenen Pflanzen bedeutende Hindernisse überwunden werden. Im Gegenteile fand ich sogar bei *Crocus sativus*, daß die an Brutknöllchen entspringenden Rübenwurzeln nicht einmal imstande waren, diese von der Mutterknolle loszulösen, sondern sich selbst bei der Kontraktion wieder aus dem Boden herausrissen. Die alten Knollen lagen in diesem Falle dicht unter der Oberfläche, ja sie ragten mitunter sogar vor. In demselben — allerdings ziemlich schweren — Boden wurden aber andere, mit dünnen, kontraktilen Wurzeln versehene Pflanzen tief in den Grund versenkt. Daniel hingegen kommt durch die Tatsache, daß viele Monokotylen, die unter den gleichen Verhältnissen leben, wie *Romulea*, auch gleichartige, rübenförmige Wurzeln ausbilden, zu dem Schlusse, daß die Rübe eine Sicherung der Existenz der Pflanze bietet, wenn äußere oder auch innere Umstände eine Weiterentwicklung im Stadium nach der Erschöpfung der alten Knolle und vor der Ausbildung der neuen verhindern. Meines Erachtens bietet diese Erklärung die größte Wahrscheinlichkeit. Beachten wir nur den Zeitpunkt der Entwicklung der Rübe. Noch bevor die alte Knolle gänzlich erschöpft ist, beginnt sie sich zu entwickeln und nimmt an Größe etwa im gleichen Verhältnis zu, wie sich die Knolle verkleinert. Es erscheint mir sogar sehr wahrscheinlich, daß eine Abwanderung von Reservestoffen aus der alten Knolle direkt in die Rübenwurzel erfolgt, da ja der junge Trieb um diese Zeit schon genügend weit ausgebildet ist, um sich — normale Verhältnisse natürlich vorausgesetzt — selbst ernähren zu können. Die Rübe hat ihre Größe voll erreicht, wenn die alte Knolle eben erschöpft ist, und im gleichen Augenblick beginnt die Kontraktion, und die in der Rinde der Wurzel aufgespeicherten Reservestoffe wandern wieder ab, um die zur neuen Knolle anschwellenden Internodien des Kauloms zu füllen. Und nun hält wieder die Entleerung der Wurzel mit der Ausbildung der neuen Knolle das Gleichgewicht. Beachtet man diese Umstände, so fällt sofort in die Augen, daß die Pflanze das ganze Jahr hindurch einen gewissen Reservestoffvorrat besitzt, der sich nur vor Ende der Vegetationszeit erhöht, um mit dem beginnenden Trieb sich wieder etwas zu vermindern. Tritt nun auch eventuell mitten in der Vegetationsperiode etwa eine vorzeitige Dürre ein, so ist, infolge der in der Rübenwurzel aufgespeicherten Reservestoffe, die Pflanze imstande, die hierdurch aufgezwungene Ruheperiode zu überdauern. Der Wasserreichtum der Rübenwurzel dürfte es in einem solchen Falle auch ermöglichen, daß eine derartige Trockenperiode nicht zum Absterben der Blätter führt, sondern bei einer nur vorübergehenden Trockenheit mit dem Einsetzen neuer Regenfälle die normale Entwicklung noch beendet werden kann. Für eine Pflanze derart trockener, durchlässiger und zugleich heißer Standorte muß dies natürlich von größter Bedeutung sein. Daß die neue Knolle nicht bereits während der Erschöpfung der alten Reservestoffe angelegt werden kann, ist wieder verständlich, da eine dicke Knolle dem Eindringen in die Tiefe zuviel Widerstand entgegensetzen würde, während die knollenlose und daher dünne Pflanze leicht in die Tiefe gezogen werden kann. Es scheint mir daher nach all diesen Erwägungen, daß die Rübenwurzel in erster Linie einen provisorischen Reservestoff- und Wasserbehälter darstellt. (B.)

Die **Knolle** selbst wurde von Béguinot (19) unzureichend beschrieben. Namentlich die Knollenbildung bei alten Exemplaren ist in der Monographie, als der einer Keimpflanze ganz ähnlich, mit wenigen Worten abgetan. Meine Untersuchungen zeigten jedoch, daß dies nicht immer der Fall zu sein braucht, sondern daß sogar eine gewisse Variabilität in der Anlage der Knolle bei ein und derselben Art die klare Beschreibung ziemlich erschwert. Schon das Fehlen von Zugwurzeln,

das mir bei einigen Exemplaren sehr wahrscheinlich scheint — da lebendes, entsprechend altes Material nicht zu erhalten war, mußten meine Untersuchungen nur einzelne Stadien betreffen — bedingt eine gewisse Verschiedenheit. Eine derartige Knolle (Fig. 511) war außen von mehreren harten, rötlichbraunen Hüllen umgeben. In der äußeren Form war sie etwa kreiselförmig, jedoch etwas schief und unten auf einer Seite in einen pflugscharähnlichen Schnabel ausgezogen, aus welchem Wurzeln hervortraten. Auf der entgegengesetzten Seite war nahe unterhalb der dicksten Stelle eine etwa kreisrunde Narbe zu sehen, aus der einige vermodernde

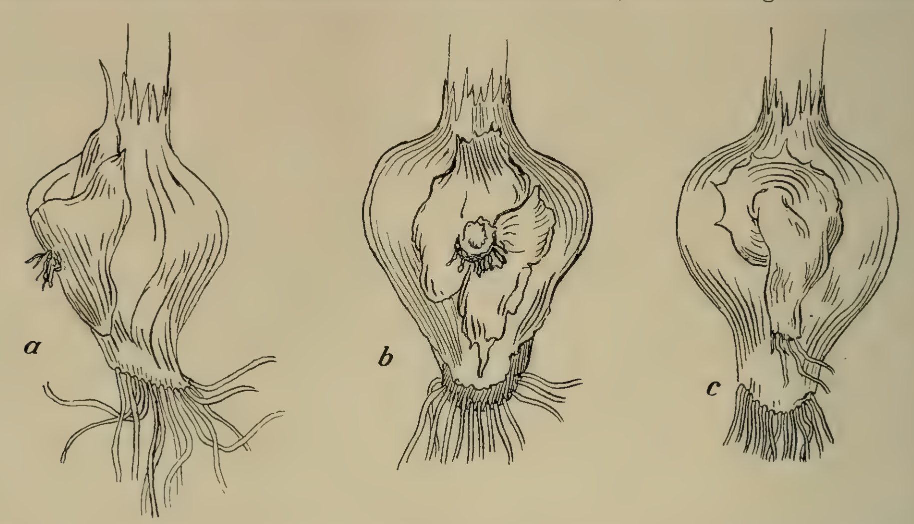


Fig 511. *Romulea bulbocodium.* Außenansicht der Knolle. a) von seitwärts, b) von der Seite der Ursprungsnarbe, c) von derselben Seite nach Entfernen der äußersten Hülle. Der Rest der zweitvorjährigen Knolle ist zu erkennen. (Original B.)

Fasern traten. Um diese Narbe herum befand sich ein derber Hautfetzen, der Rest eines einstigen Hüllblattes (Fig. 511 a, b). Der kurze Hals der äußersten Hülle war ausgefranst. Diese äußerste Hülle saß nur locker und unten sogar klaffend über die in ihr verborgenen Teile gelegt. Nach ihrer Entfernung kam an der Stelle, an der sich die Narbe befand, ein dünnes, längliches Gebilde zum Vorschein, welches am unteren Ende deutlich Reste von toten Faserwurzeln zeigte. Es ist dies der Rest einer nun 2jährigen Knolle. Ihre Anheftungsstelle an den jüngeren Teilen war radförmig vom etwa kreisrunden Rest eines Hüllblattes, der zart und schon stark moderig war, umgeben (Abb. 511 c). Erst unter diesem war die Insertionsstelle der vorjährigen Hülle der Knolle, einem fast holzigen, derben Hüllblatt, welches nun glatt und prall der eingehüllten Knolle anlag und deutlich die Kreiselform des ganzen Organes erkennen ließ. Die Kante des Schnabels dieser Hülle war durch eine Reihe feiner Löcher durchbrochen, aus denen die in Funktion befindlichen Wurzeln traten (Fig. 512). Die zusammenhängende Aufeinanderfolge mehrerer Jahrgänge läßt zumindest vermuten, daß durch mehrere Jahre keine Zugwurzel in Tätigkeit getreten sei, da sonst die älteren Hüllen abgestreift worden wären, wenigstens die schon stark brüchige äußerste. Das Emporwachsen kann übrigens, wie weiter unten gezeigt werden

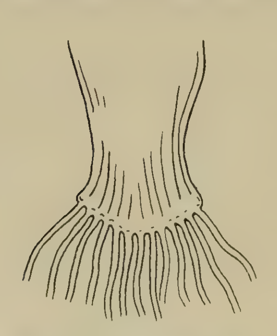


Fig. 512. *Romulea bulbocodium.* Knollenende mit Wurzelansatz. (Original B.)

soll, auch auf andere Weise verhütet werden. Entfernt man nun auch diese intakte Hülle — die älteren sind stets bereits mehr oder weniger zerbrochen und vermodert — so kommen zunächst ein bis zwei gleichfalls verholzte, trichterförmige Gebilde zutage, die in der oberen Spitze der Hülle stecken und keinerlei Zusammenhang mit der Knolle mehr zeigen. Schließlich legt man damit auch noch die vorjährige und die neuangelegte Knolle frei (Abb. 513). Die vorjährige Knolle ist zum Großteil bereits ihrer Nährstoffe beraubt und daher ziemlich klein. Sie ist etwa flach herzförmig, außen etwas konvex, gegen die neue Knolle hin konkav. Die Anheftungsstelle der Hülle ist in eine kleine Mulde vertieft und in Form einer kreisrunden Narbe erkennbar. Aus der etwa entenschnabelförmig nach unten schräg vorgezogenen Spitze der Herzform treten die heuer tätigen Fadenwurzeln, und zwar genau in einer Reihe nebeneinander. Die neue Knolle ist noch in ihren Hüllen verborgen. Aus ihr tritt der Sproß mit drei Scheidenblättern hervor, die die Hülle der Knolle zu bilden scheinen. In der Tat hat auch Béguinot (19) die Hüllen der Knolle als die verholzten untersten Teile der Scheidenblätter bezeichnet, und es ist mir nicht ganz

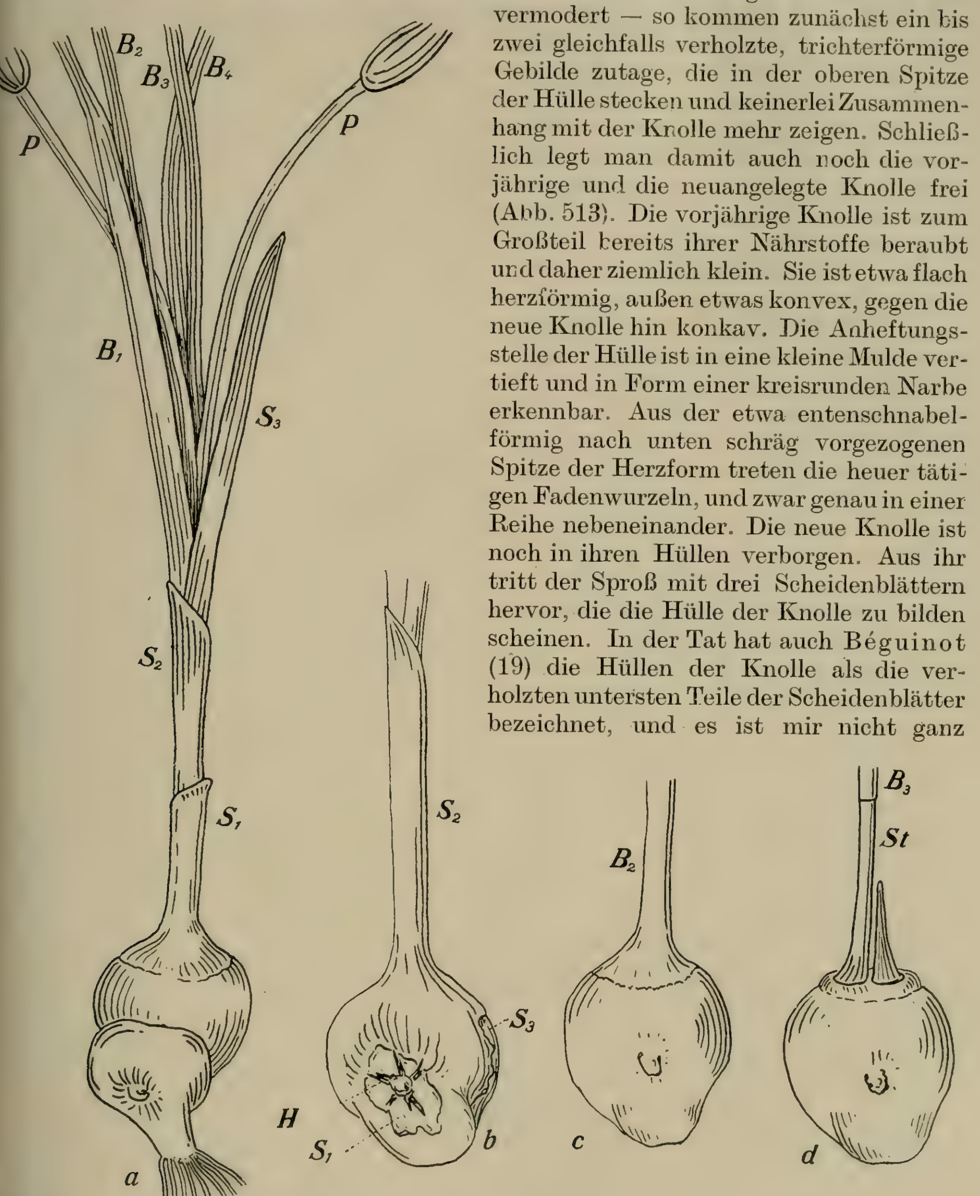


Fig. 513. *Romulea bulbocodium.* Morphologie der Knolle. a Nach Entfernen aller Hüllen bis zur vorjährigen Knolle, die als saftiger Anhang seitlich unten steht und die Faserwurzeln trägt. S_{1-3} Scheidenblätter; S_1 ist durch die Knolle zerrissen und sitzt kappenartig auf. B_{1-4} Laubblätter, P Blütenstiele; — b die vorjährige Knolle und der lose Teil von S_1 ist entfernt. Die sternförmig zerrissene Knospenhülle (H) und die Basis von S_1 ist freigelegt. S_2 ist durch die Knolle gesprengt und läßt S_3 sehen; — c alle Scheiden und B_1 entfernt. B_2 sitzt auf der Wölbung der Knolle; — d auch B_2 entfernt; die Verjüngungsknospe und der Stengel (St) mit der Basis von B_3 sind sichtbar. (Original B.)

klar, wieso ihm dieser Irrtum unterlaufen konnte. Die genaue Untersuchung der so weit freigelegten Knolle zeigt, daß ihrem oberen, abgerundeten Teil ein außerordentlich zartes Häutchen kappenartig aufsitzt, welches nur durch eine etwas dunklere Färbung sich bemerkbar macht, und nach oben zu etwas kräftiger wird, wobei es sich gleichzeitig verengt und endlich in das röhrenförmige, farblose äußerste Scheidenblatt (S_1 in Fig. 513 a) übergeht Mit einer Pinzette läßt sich dieses Scheidenblatt leicht wie eine Hülse emporziehen und zeigt dabei, daß es überhaupt nicht mehr angewachsen, sondern nur der Kuppe der Knolle aufgeklebt ist. Seine Insertion findet man erst, wenn die vorjährige Knolle entfernt wird (Fig. 513 b). Rings um die Narbe, die von dem verbindenden Stengelteil zwischen alter Knolle und dem Neutrieb zurückbleibt, sieht man sternförmig ausgebreitet eine verschieden große Zahl von dick verholzten, dunkelbraunen Spitzen. Es sind dies die Reste des schon im Vorjahr gebildeten Schutzblattes der Triebknospe, also gewissermaßen eine Knospenschuppe, welches durch die heranwachsende Knolle in diese Splitter zerrissen wurde. Unter diesen Schuppenresten findet man ein schildförmiges Häutchen, welches in der Regel gleichfalls rings um die Narbe gleichmäßig entwickelt ist, aber einen unregelmäßigen Rand besitzt, und dies ist die Basis des ersten Scheidenblattes, welches also von der heranwachsenden Knolle gänzlich in zwei unzusammenhängende Teile zerrissen wurde. Auch das zweite Scheidenblatt (S_2), dessen röhriger Teil bereits etwa doppelt so lang wie der des ersten wird, und welches seine Spitze nach der entgegengesetzten Seite wendet, ist an seiner Basis meist teilweise zerrissen. Immerhin hüllt es doch bereits den größten Teil der Knolle mit seinem der Knollenform entsprechend blasenförmig aufgetriebenen Grund ein. Es ist gleichfalls am unverdickten Kaulomteil inseriert. Auffallend ist, daß diese beiden ersten Scheidenblätter, so zart und dünnhäutig ihre Basis ist, an dem Teil, an welchem sie sich mehr oder weniger plötzlich, je nach der variablen Form der Knolle, verengern und den ich kurz als den „Hals“ bezeichnen möchte, ziemlich derb werden, um dann im röhrenförmigen Teil wieder in ein zarteres Gewebe überzugehen, welches endlich gegen die Spitze zu wieder allmählich kräftiger wird. Diese Derbheit des Halses beruht besonders auf der kräftigen Ausbildung der Gefäßbündel in dieser Partie, während die dazwischen liegenden Gewebeteile ziemlich zart bleiben. Ähnlich verhält sich auch das dritte Scheidenblatt (S_3), welches jedoch stets vollständig intakt ist und mit seiner Basis die Knolle gänzlich einhüllt. Dieses Scheidenblatt ist nicht mehr so zart wie die beiden ersten, sondern auch im aufgetriebenen Teil etwas mehr pergamentartig. Dennoch bildet es für gewöhnlich ebenfalls noch nicht die eigentliche Schutzhülle der Knolle, sondern ist nur eine Art provisorische Außenhülle, die regelmäßig im nächsten Frühjahr bis auf den Hals vermodert ist. Nur in einem einzigen Falle fand ich es stärker entwickelt als das die eigentliche Hülle bildende erste Laubblatt, welches sich dann wie eine derbe Haut mit der Knolle eng verklebt hatte. Offenbar hat Béguinot gleichfalls derartige Exemplare untersucht und scheint hiedurch zu der irrigen Meinung gelangt zu sein, daß dieses Niederblatt regelmäßig zur Schutzhülle ausgebildet werde. Ich muß daher besonders betonen, daß ich diese Entwicklungsform unter zahlreichen untersuchten Exemplaren nur ein einziges Mal angetroffen habe. Der röhrenförmige Teil des dritten Niederblattes ist weitaus länger als der der vorherigen Scheiden, und überragt diese wohl um das Doppelte. Mitunter kommt es vor, daß eine Spitze, wenn sie über die Erdoberfläche vorragt, ergrünt. Im übrigen ist es, wie die vorherigen, farblos. Der Halsteil, der nicht so schnell vermodert, wird bis zum nächsten Jahr durch Gerbstoffeinlagerungen in die Zellwände mehr oder weniger dunkelbraun. Während die ersten beiden Scheidenblätter ziemlich steil schräg abgestutzt waren, ist das dritte bis weit herunter aufgeschlitzt und nähert sich damit bereits etwas den Laubblättern im Bau.

Nun folgt, ebenfalls unter der neuen Knolle inseriert, das erste Laubblatt. Dieses ist an seiner Basis der Knollenform nicht ganz genau angepaßt, sondern an der unteren Kante weiter schnabelförmig vorgezogen als diese und am Hals wie ein umgekehrter Trichter über die obere Rundung der Knolle verlängert. Die ganze bauchige Basis ist außerordentlich derb, anfangs lederartig, später zähe holzig. Ganz besonders der Halsteil und noch mehr der untere Schnabel sind überaus hart und fest. Somit ist erst diese Blattbasis die eigentliche Schutzhülle der Knolle, und sie ist es auch, die am längsten, oft viele Jahre lang in gutem Zustand erhalten bleibt und die äußersten Hüllen alter Knollen bildet. Vereinzelt fand ich die Basis von der Insertionsstelle aus gegen den Schnabel zu längs einer Linie mit der Knolle leicht verwachsen, doch ist dies nicht die Regel. Der derbe Hals geht ziemlich unvermittelt in die zarte, röhrige Scheide über, die später zu beschreiben sein wird. Nach Entfernen der Scheide dieses Laubblattes tritt nun endlich die Knolle nackt zutage (Fig. 513c). Sie ist ziemlich genau rundlich herzförmig, auf der, der alten Knolle zuliegenden Seite abgeplattet, auf der Außenseite hingegen regelmäßig gerundet. Ihr unteres Ende hat etwa die Form eines stumpfen Schneidezahnes und steckt in dem Schnabel des ersten Laubblattes. In der Mitte der abgeflachten Seite befindet sich die

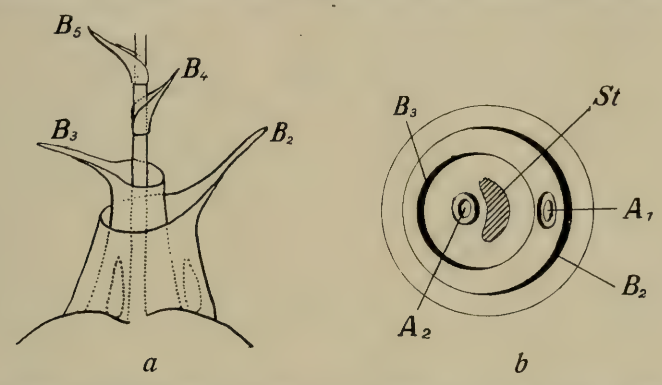


Fig. 514. *Romulea bulbocodium.* Schema und Diagramm des oberen Knollenteiles einer Knolle mit Verjüngungs- und Vermehrungsknospe. (A_1 und A_2.) Bezeichnung wie in Fig. 513; der äußerste Kreis des Diagrammes stellt den Knollenumfang dar. (Original B.)

Narbe des unverdickten Verbindungsstranges mit der vorjährigen Knolle, der, trotz seiner Kürze, von vier Internodien gebildet wird, wie aus obigem hervorgeht. Von der rein weißen bis schwach gelblichen Knolle durch seine dunklere Farbe meist deutlich unterschieden, sitzt auf deren oberen Kuppe die trichterförmig erweiterte Basis eines zweiten Laubblattes auf (B_2 in Fig. 513 c). Wird auch dieses entfernt, so kommt häufig bereits die Triebknospe für das nächste Jahr und der unverdickte Stengel zutage. Beide stehen in einer gemeinsamen oder getrennten Vertiefung der Knollenkuppe, und zwar steht die Knospe stets auf jener Seite des Stengels, nach welcher die Spreite des zweiten Laubblattes weist, und die man daher als die Insertionsseite desselben auffassen muß. Die Knospe steht daher axillär zum zweiten Laubblatt, während der unverdickte Stengel die terminale Fortsetzung der Knolle darstellt. Die Pflanze ist demnach sympodial aufgebaut. Noch deutlicher ist dies bei solchen Exemplaren zu erkennen, die, was häufig der Fall ist, außer der Hauptknospe noch eine Reserveknospe anlegen. In diesem Falle steht noch das dritte Laubblatt auf der Kuppe der Knolle selbst. (Abb. 514). Das zweite ist dann noch weiter nach außen gerückt und besitzt unter seiner breit trichterigen Basis eine Axillarknospe (A_1 in Fig. 7). Dann folgt die weit engere, aber gleichfalls trichterförmige Basis des dritten Laubblattes, und diese schließt erst die Hauptknospe (A_2) und den dün-

nen Stengel ein. Die Lage der beiden Knospen ist nun die, daß sie beiderseits des Stengels stehen, jede auf der der Spreite des dazugehörigen Blattes entsprechenden Seite. Die Knospen, namentlich die Hauptknospe, werden von einem tütenförmigen Schutzblatt überdeckt, welches schon frühzeitig fest verholzt und infolgedessen einen wirksamen Schutz der zarten meristematischen Gewebe bildet. Es ist dasjenige Organ, welches die sternförmigen Reste unter der vorjährigen Knolle bildet. (B.)

Der Sproßaufbau ergibt also, übersichtlich zusammengestellt, folgendes Schema (Fig. 515), wobei die Insertionsseite nach der Seite der Blattspitze, also deren Rückenlinie festgestellt wird:

I. Vorjährige Hüllen	H_1 ...	vorjähriges	1.	Laubblatt, ganz umhüllend,	
	H_2 ...	,,	2.	,, Basis aufsitzend,	
	H_3 ...	,,	3.	,, ,, ,,	

II. Vorjährige Knolle K_1.

III. Organe des diesjährigen Triebes.

KS	Knospenschuppe, sternförmiger Rest,	Insertion	theoretisch links,
S_1	1. Scheidenblatt, Basis zerrissen,	,,	rechts,
S_2	2. ,, Basis teilweise zerrissen,	,,	links,
S_3	3. ,, Basis ganz umfassend,	,,	rechts,
L_1	1. Laubblatt, ,, ,, ,,	,,	links.
K_2	diesjährige Knolle:		
L_2	2. Laubblatt, sitzt auf	,,	rechts,
T.	Triebknospe für das nächste Jahr,	,,	rechts,
Stengel	. . . .		terminal,
L_3	3. Laubblatt am Stengel	,,	links,
L_4	4. ,, ,, ,,	,,	rechts.

Der 2. Blütenstiel (B_2) entspringt in der Achsel des 4. Laubblattes, fehlt jedoch in der Regel. Der Aufbau der Knolle und ihrer Blattorgane bei einem Exemplar mit Ersatzknospe ergibt sich aus diesen Angaben von selbst. Wie bereits oben erwähnt, ist die Knolle jedoch ziemlich variabel. Die Verschiedenheiten ergeben sich jedoch eigentlich nur in der Zahl der die Knolle aufbauenden Internodien, während die Zahl der Scheidenblätter und ihr Aussehen ziemlich konstant ist. (B.)

Beim Beginn der nächsten Vegetationsperiode ergibt sich nun folgendes Bild, welches der Einfachheit halber am symmetralen Längsschnitt am übersichtlichsten zu beschreiben ist (Fig. 516). Auf die nun 2jährige Knolle, die zu einem runzeligen Rest geschwunden ist, an ihrem unteren Ende aber noch deutlich die Reste der vorjährigen Faserwurzeln erkennen läßt, folgen auffallenderweise nur zwei Scheiden. Von der äußeren ist nur ein schildförmiger Fetzen übrig geblieben (S_3); sie entspricht dem Rest des dritten Scheidenblattes. Alle anderen Scheiden sind bereits verwest und höchstens ihr kräftiger Holzteil ist noch zu finden. Die eigentliche Hülle der Knolle ist natürlich die Basis des ersten vorjährigen Laubblattes. Dann folgt die vorjährige, noch mit Reservestoffen ganz erfüllte Knolle, aus deren unterer Spitze eben die neuen Wurzeln hervorzubrechen beginnen. Der Kuppe der Knolle sitzt nun die Basis des zweiten, eventuell auch des dritten Laubblattes auf und es ist unschwer zu erkennen, daß die trichterförmigen Scheidenreste, die bei der erwachsenen Pflanze innerhalb der Hülle zu finden sind, mit diesen Scheiden identisch sind. Das erkennt man auch daran, daß, wenn zwei Scheiden der Knolle aufsitzen, häufig die äußere der beiden eine kleine Axillarknospe trägt, die allerdings nur ganz ausnahmsweise zur Entwicklung kommt. Nur ein einziges Mal konnte ich eine junge Brutknolle beobachten. Vom Blütenstiel des vorigen Jahres ist in der Regel gleichfalls nichts mehr zu sehen, dafür erhebt sich aus einer Vertiefung in der Mitte der

oberen Wölbung die bereits ansehnliche Triebknospe, deren Organe noch gänzlich ineinander geschachtelt sind. Von dem Verbindungsstück zwischen den beiden Knollen ragt je ein mächtiger Gefäßbündelstrang zur Triebknospe und zu den Wurzeln, ein dritter, sehr feiner, führt, wenn eine solche vorhanden ist, zur Reserveknospe. (B.)

Soll die Pflanze noch tiefer in den Boden versenkt werden, so entwickelt sich, sobald die vorjährige Knolle soweit geschrumpft ist, daß der neue Trieb nicht mehr über ihr, sondern mehr seitlich von ihr steht, dicht oberhalb der vorjährigen Knolle eine Rübenwurzel, die ihr noch die restlichen Reservestoffe entzieht, so daß sie vollends zusammenschrumpft. Der Neutrieb hat sich inzwischen schon ziemlich stark entwickelt, ist aber noch unverdickt, so daß er, nachdem die Hülle durch einige Längsrisse zerspalten worden ist, leicht in die Tiefe gezogen werden kann, wie wir dies beim Keimling bereits beschrieben haben (Fig. 517).

Auffallend ist nun bei der *Romulea*-Knolle, daß die neue Knolle stets seitlich

Fig. 515. *Romulea bulbocodium.* A Schema der Knolle, A H_{1-3} die alten Hüllen der Knolle, KH die Knospenhülle. Bezeichnung sonst wie in Fig. 513. — B Diagramm des oberen Knollenteiles. (Original B.)

Fig. 516. *Romulea bulbocodium.* Schematischer Längsschnitt einer Knolle vor dem Austreiben. Die Faserwurzeln (Wz) beginnen vorzubrechen. (Original B.)

der vorjährigen anliegt, obwohl der Trieb und somit auch die Anlage einer neuen Achsenverdickung genau in der Mitte der oberen Wölbung der Knolle erfolgt. Ich glaube in dieser Eigenart ein brauchbares Hilfsmittel zu erkennen, welches ein Emporsteigen der Pflanze gegen die Erdoberfläche verhindert und gleichzeitig eine, wenn auch geringe seitliche Ortsveränderung ermöglicht. Denn daß alte Exemplare keine Zugwurzel mehr entwickeln, habe ich schon oben bemerkt und aus den Zusammenhängen mehrerer, oft vieler Jahrgänge wohl hinreichend bewiesen. Der

Mechanismus dieser Einrichtung dürfte etwa in folgender Weise zu erklären sein (Fig. 518):

Die erste Tätigkeit der Pflanze zu Beginn einer Vegetationsperiode ist das Austreiben der Wurzeln. Diese brechen aus dem Schnabel des Hüllblattes hervor, dessen Rand den tiefsten Punkt der ganzen Pflanze darstellt, und verankern dadurch die Knolle an diesem tiefsten Punkt. Im weiteren Verlauf des Triebes wird nun die vorjährige Knolle ihrer Reservestoffe beraubt und schrumpft infolgedessen mehr und mehr ein. Dabei sinkt nun auch die allmählich sich entwickelnde Hauptknospe in den von der derben, holzigen Hülle gestützten Hohlraum. Da nun aber die den Schnabel bildende Außenseite der Knolle infolge ihrer Wölbung weitaus größer und mächtiger ist, als die flache Innenseite, ist die relative Verkleinerung der Gewebemassen bei der Schrumpfung hier gleichfalls weit größer als auf der anderen Seite. Dadurch klappt die Knolle nicht in parallelem Verlauf, sondern fächerartig in einem Bogen zusammen, wobei der Vegetationskegel ungefähr den durch den Gefäßbündelbogen in der Knolle vorgezeichneten Weg zurücklegt. Die früher gewölbte Seite der Knolle legt sich dabei in zahlreiche, tiefe Falten, während das nach der Schrumpfung oben liegende Ende nur einige wenige Falten aufweist. Da aber die untere Spitze der alten Knolle, durch die Wurzeln verankert, gewissermaßen den Fixpunkt der ganzen Schrumpfungsbewegung darstellt, wird der Vegetationskegel sogar eine Spur tiefer gezogen, als er im vorigen Jahre stand, und die ganze Pflanze, samt den Resten der zweijährigen Organe, die keinen erheblichen Widerstand mehr leisten, rückt etwas tiefer in die Kante des vorjährigen Hüllblattes. Inzwischen hat aber bereits die Entwicklung der neuen Knolle begonnen, die zunächst mehr oder weniger kugelförmig ist und erst nach der Schrumpfung der vorjährigen Knolle ihre einseitige Vergrößerung beendet. Der pflugscharähnliche Schnabel wächst längs der alten Knolle wie längs einer Gleitbahn in die Tiefe, durchbricht, gestützt von der mächtig verdickten Kante des neuen Hüllblattes (= 1. Laubblatt) den Schnabel der vorjährigen Hülle und schiebt sich noch ein kleines Stückchen in den Boden, wobei sie infolge ihrer schrägen Schaufelform noch ein Stückchen seitlich verschoben wird. Brechen dann in der nächsten Vegetationsperiode die Wurzeln aus dem Schnabel hervor, so verankern sie die Pflanze sowohl

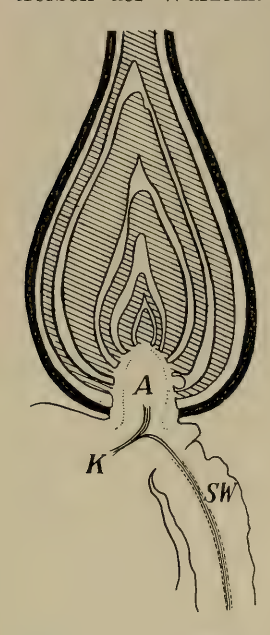


Fig. 517. *Romulea bulbocodium.* Schematisierter Längsschnitt durch den Ansatz einer Saftwurzel (SW). K die alte Knolle, A die noch unverdickte Achse des jungen Triebes. (Original B.)

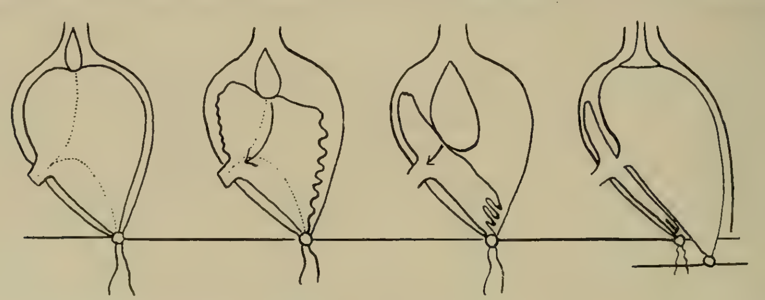


Fig. 518. *Romulea bulbocodium.* Schema des Tiefersteigens durch die Schrumpfung der Knolle. Gefäßbündel der alten Knolle punktiert. (Original B.)

etwas tiefer als auch etwas seitlich gegenüber der vorjährigen Lage. Ist diese Ortsveränderung auch sehr geringfügig, so kann man doch an alten Knollen, wenn die modernden Hüllen gut erhalten sind, deutlich ihren Erfolg feststellen (Fig. 519, vgl. auch Fig. 511 a, b). Die Wanderung nach der Seite erfolgt dabei immer in der der älteren Knolle abgewendeten Richtung. (B.)

In einem Falle, allerdings nicht bei der besprochenen Art, sondern bei *R. Requiemii*, fand ich hingegen eine auffallende Längsstreckung einer Knolle nach oben, sodaß die neue Knolle viel höher stand als die vorjährige. Diese Streckung dürfte wohl dem Bestreben der Pflanze gefolgt sein, aus einer zu tiefen Lage wieder in die Höhe zu gelangen, ähnlich wie wir dies bei *Galanthus* und *Leucoium* an den Zwiebelinternodien beobachten konnten (B).

Der Stengel. Aus der muldenförmigen Vertiefung in der oberen Wölbung der Knolle erhebt sich bei voll erwachsenen Pflanzen als terminale Fortsetzung der unverdickte Teil der Achse. Béguinot bezeichnet ihn als Schaft („scapo“), doch ist diese Bezeichnung irreführend. Dies beweist schon die Tatsache, daß nur 2 bezw. 3 Blätter auf oder unterhalb der Knolle inseriert sind, während die übrigen Laubblätter eben diesem Achsenteil entspringen. Ich möchte daher kurzerhand diesen Achsenteil als Stengel bezeichnen, ohne zu berücksichtigen, daß ja eigentlich auch die Knolle zum Stengel gerechnet werden müßte. Ich fand bei allen untersuchten Exemplaren zwei Laubblätter am Stengel inseriert, gleich ob dieser einblütig war oder noch ein zweiter Blütenstiel von ihm ausging. Die Insertionshöhe dieser Blätter ist sehr variabel. Oft entsprang das unterste nur wenige Millimeter über der Knolle, oft wieder war der Abstand etwa 2 cm. Ebenso fand ich die Länge des Internodiums zwischen den beiden Stengelblättern von Bruchteilen eines Millimeters bis fast 15 mm schwankend. Stets liegt die Blattinsertion jedoch noch tief unter der Erdoberfläche an einem Teil des Stengels, der noch vom dritten, also längsten Scheidenblatt eingehüllt ist. Bleibt, was in den meisten Fällen vorkommt, der Stengel einblütig, so wird er einfach von den beiden stengelumfassenden Blattscheiden eine mehr oder minder lange Strecke eingehüllt, wobei gleichfalls der Fall eintreten kann, daß diese dicht übereinander, scheinbar gegenständig inseriert sind, oder es kann sogar ein nackter Stengelteil die beiden Scheiden von einander trennen. Ist der Stengel hingegen zweiblütig, so erfolgt die Verzweigung in der Achsel des obersten Laubblattes. Eine größere Blütenzahl als zwei konnte ich in keinem Falle finden und eben durch ihre typische Armblütigkeit unterscheidet sich *R. bulbocodium* von der ihr sehr nahestehenden, aber stets vielblütigen *R. ligustica*. Béguinot (l. c.) gibt für alle *Romulea*-Arten an, daß die Verzweigung aus der Achsel von Hochblättern erfolge. Mit der geringen Blütenzahl dürfte es daher zusammenhängen, daß bei *R. bulbocodium* der zweite Blütenstiel aus der Achsel eines Laubblattes entspringt. Der Aufbau eines zweiblütigen Stengels ist in Fig. 520 etwas schematisiert dargestellt. Das untere Laubblatt des Stengels — es ist in der Regel das dritte, seltener das vierte — sitzt einer sehr geringen Verdickung auf und umfaßt ihn vollständig mit einer oft 15 mm hoch geschlossenen Scheide. Das obere Blatt hingegen hat meist keine ganz geschlossene Scheide, ja mitunter umfaßt es die Achse nicht einmal vollständig. Es steht nicht ganz um 180° gegen das untere verschoben.



Fig. 519. *Romulea bulbocodium.* Alte Knolle mit zahlreichen Hüllen- und Knollenresten in verschiedener Höhe, an der das allmähliche Tieferrücken erkenntlich ist. (Original B.)

Aus seiner Achsel entspringt, anfangs mit der Hauptachse fast parallel laufend, der zweite Blütenstiel. Meist ist dieser ganz gleich stark wie die Verlängerung der Hauptachse, doch bleibt seine Blüte gegenüber der ersten in der Entwicklung etwas zurück, entfaltet sich also erst später, jedoch noch während die erste Blüte geöffnet ist. Dicht über der Insertion des achselständigen Blütenstieles trägt dieser ein etwa 20 mm langes, farbloses und häutiges Hochblatt, welches ihn zwar vollständig umfaßt, aber keine geschlossene Scheide besitzt, sondern bis zur Basis offen ist. Dieses scheidenförmige Hochblatt liegt jedoch nicht in der gleichen Ebene wie die Laubblätter, sondern ist etwa um einen rechten Winkel gegenüber der Laubblattebene verstellt (Fig. 520b). Übrigens kann dieses Hochblatt auch vollständig fehlen. Das über der Verzweigung liegende Internodium sowohl der Haupt- wie der Nebenachse ist anfänglich ziemlich kurz, oft nur doppelt so lang als die Blüte. Später, teils schon während der Anthese, besonders aber zwischen Anthese und Fruchtreife, strecken sie sich durch interkalares Wachstum bedeutend in die Länge, so daß sie schließlich gut die drei- bis vierfache Blütenlänge erreichen. Der den Boden überragende Teil ist von Chlorophyll grün gefärbt, mitunter auch durch den Anthocyangehalt der Epidermiszellen rötlich überlaufen. Dicht unterhalb des endständigen Fruchtknotens, von diesem durch ein etwa 0.2 mm langes Stielchen getrennt, trägt der Stengel zwei pergamentartige Hochblätter, die wieder durch ein etwa 0.2–0.5 mm langes Internodium voneinander getrennt sind. Diese stehen einander um nicht ganz 180° verschoben gegenüber und dienen als Schutz für die Blütenknospe. Im Querschnitt zeigt der Stengel eine etwa halbkreis- bis halbmondförmige Gestalt (Fig. 521). An seiner dicksten Stelle liegt mitten in ein lockeres, chlorophyllreiches Parenchym eingebettet ein kreis-

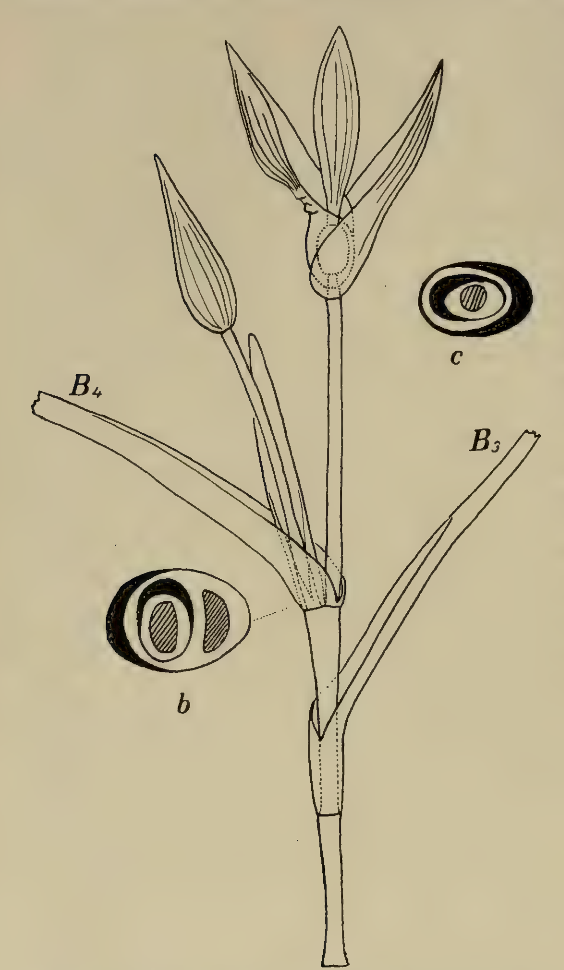


Fig. 520. *Romulea bulbocodium.* Schema des Stengelaufbaues mit den Diagrammen der Verzweigungsstelle und der Hochblätter. B_3 B_4 die am Stengel inserierten Laubblätter. (Original B.)

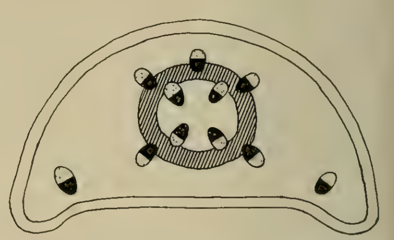


Fig. 521. *Romulea bulbocodium.* Querschnitt durch den Blütenstiel. Schema. Sklerenchymring schraffiert. (Nach Béguinot.)

förmiger, mehrschichtiger Ring kleiner, dicht aneinander schließender und später verholzender Zellen. An diesen Ring schließen sich, sowohl gegen innen als auch nach außen zu, in ziemlich regelmäßiger Anordnung die Gefäßbündel unmittelbar an. Je ein weiteres Gefäßbündel durchzieht in den Blütenstielen die beiden im Querschnitt zipfelförmigen Kanten des Stieles. Diese äußeren Bündel sind so angeordnet, daß ihr Gefäßteil der abgeplatteten Stengelfläche zugewendet ist. Es sind dies die Spurstränge der beiden Hochblätter. (19, B.)

Blattorgane. Die Blätter der Iridaceen wurden wegen ihrer eigenartigen Formen schon von mehreren Autoren untersucht, besonders von Chodat, Balicka-Iwanowska (32 und 10), Roß (119), Martelli (97), Béguinot (l. c.) und endlich von A. Arber (3). Ich folge in der Beschreibung, soweit sie nicht eigene Untersuchungen betrifft, den letzten beiden Autoren, da ihre Arbeiten die letzt erschienenen sind und namentlich Béguinot sehr eingehende Untersuchungen angestellt hat.

Zu den Scheidenblättern ist auch das Deckblatt der Triebknospe zu zählen. Es ist das erste Blatt jedes Triebes und wird bereits in der vorhergegangenen Vegetationsperiode voll ausgebildet. Es sitzt mit etwa 1—4 mm breiter Basis in Form eines mehr oder weniger spitzen Kegels, welcher auf der dem Stengel anliegenden Seite häufig etwas abgeplattet ist, in einer Mulde auf der Oberseite der Knolle. Seine Höhe variiert von ca. 3—10 mm. Anfangs farblos und häutig, verholzt es sehr bald und kräftig und wird durch Gerbstoffeinlagerung in den Zellwänden bald schwarzbraun. Nun ist es ein massiver, durch die spitze Kegelform besonders gegen oben zu sehr wirksamer Panzer, der im Verein mit den verholzten Scheidenteilen der untersten Laubblätter die unter ihm verborgene Knospe vortrefflich schützt. Beim Heranwachsen des Neutriebes wird er der Länge nach zerspalten und bildet schließlich den oben erwähnten sternförmigen Rest zwischen alter und neuer Knolle. Seine Funktion ist beendet, sobald die Knospe zu treiben beginnt. —

Dann folgen die eigentlichen Scheidenblätter, deren ich stets drei beobachten konnte, während Béguinot, allerdings in Bezug auf die ganze Gattung, die Zahl 1—3 angibt. Alle 3 Scheiden sind unterhalb der neuen Knolle inseriert und geben bei deren Wachstum mit ihrer Basis mehr oder weniger nach, indem sich diese bis zu einem gewissen Grad der der Knollenform entsprechend ausbauchen. Die äußerste der drei Scheiden ist die zarteste. Sie wird regelmäßig an ihrer Basis von der heranwachsenden Knolle gesprengt. Ihre Aufgabe ist der Schutz des Triebes bis zu einer Höhe von etwa 1.5 cm über der Knolle. Hat sie diese Höhe erreicht, so wird sie von der Spitze des nächsten Niederblattes an der Spitze durchbrochen und bleibt nun als ziemlich parallelwandiges Rohr mit fast senkrecht abgestutzter Spitze bestehen, wenn auch der Zusammenhang mit der Insertionsstelle durch die Knolle zerrissen wird. Das zweite Scheidenblatt wird bereits bedeutend höher und ist an der Spitze ziemlich schräg abgestutzt. An der Basis fast die Ausdehnung der Knolle erreichend, verengt es sich unter Zunahme der Festigkeit im Hals und wird gegen das Ende zu allmählich wieder weiter. Das dritte Scheidenblatt endlich begleitet und schützt den jungen Trieb bis an die Erdoberfläche, die es selbst mit der Spitze häufig überragt. Es ist von den dreien das kräftigste, auch die unzerstört die Knolle einschließende Basis ist mehr oder weniger papierartig. Da der Trieb, sobald die Oberfläche der Erde erreicht ist, sich mächtig entwickelt, wird diese Scheide von der Spitze aus bis tief herunter aufgeschlitzt, so daß ihre obere Partie die Form einer Rinne hat. Obwohl nun besonders dieses dritte Scheidenblatt eine ziemliche Festigkeit aufweist, sind doch bis zum nächsten Frühjahr alle drei Scheidenblätter vermodert. Nur der trichterförmig in den Hals übergehende Teil ist widerstandsfähiger und kann länger, oft sogar mehrere Jahre erhalten bleiben. Der Grund der raschen Verwesung der Scheidenblätter liegt in ihrem anatomischen Bau. Die Basis besteht aus ziemlich zartem Gewebe, in welchem auch die Gefäßbündel keine sonderliche Verstärkung herbeiführen, jedenfalls deshalb, weil dieser Teil ja später, wenn die

Knolle heranwächst, weiter wachsen muß. Erst gegen den Hals zu nehmen die Gefäßbündel allmählich an mechanischer Widerstandsfähigkeit bedeutend zu, wogegen die zwischen ihnen gelegenen Gewebspartien zart bleiben. Diese zarten Gewebsstreifen fallen nun sehr rasch der Vermoderung anheim und nur die Gefäßbündel bleiben in Form von hellen Fasern rund um den Halsteil der Knolle stehen, und sind noch nach Jahren von den ganz anders gearteten Resten der Laubblattbasis deutlich zu unterscheiden. In den zarten Gewebsteilen fand ich mitunter Erdnematoden, die jedenfalls die Auflösung noch wesentlich beschleunigen (Fig. 522). (B.)

Ganz anders ist die erweiterte Basis der Laubblätter gebaut und zwar sowohl die zu einer vollständigen Hülle der Knolle umgebildete des ersten Laubblattes, wie auch die trichterige Erweiterung der der Knolle nur aufsitzenden Blätter. Hier sind alle Elemente, auch die zwischen den Gefäßbündeln liegenden, mit dicken, bald verholzenden Zellwänden versteift, die Epidermiszellen sind sehr schmal und nach der Verholzung außerordentlich hart, so daß selbst ein Messer nicht leicht durchdringen kann. Da die Epidermiszellen längsgestreckt sind, ist ein Zerbrechen dieser Schutzhülle nur in der Längsrichtung möglich, während sie der Quere nach außerordentlich widerstandsfähig ist. Tatsächlich erfolgt ja die Sprengung auch durch Längsrisse, sowohl bei Ausbildung einer Zugwurzel als auch beim Heranwachsen der neuen Knolle. Die Sprengung erfolgt von der durch die Wurzeln perforierten Kante des Schnabels aus, an der von vornherein eine wenig verdickte Linie verläuft, und zieht sich von dort mehr oder weniger weit nach oben, die Hülle schließlich in zwei Hälften zerreißend. Am Hals, also an der engsten Stelle des Scheidenteiles, geht diese mechanisch wirksam ausgebildete Partie plötzlich längs einer steilen Zickzacklinie in das zarte, unverdickte Scheidengewebe über. Die Folge dieses unvermittelten Überganges ist nun, daß nach beendeter Vegetationszeit der ganze obere, unverdickte Teil der Blätter bis zu der Grenzlinie abstirbt und verwest. Nur der verholzte untere Teil bleibt vollkommen erhalten und bildet am Hals eine aus starren, spitzigen Zacken bestehende Röhre. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß diese Stachelkrone eine Schutzeinrichtung gegen das Eindringen von Schädlingen in die obere Öffnung der Scheide darstellt. Der Unterschied zwischen den Resten eines Scheidenblattes und denen eines Laubblattes besteht also darin, daß die fransenartigen Gebilde um den Hals bei jenen gleichmäßig dick, fadenförmig und weich sind, da es ja nur Gefäßbündel sind, bei diesen hingegen breite, aus vollständigen Gewebskomplexen gebildete, nach oben spitz auslaufende Gebilde, die im ganzen sehr elastisch sind (Fig. 523) (B).

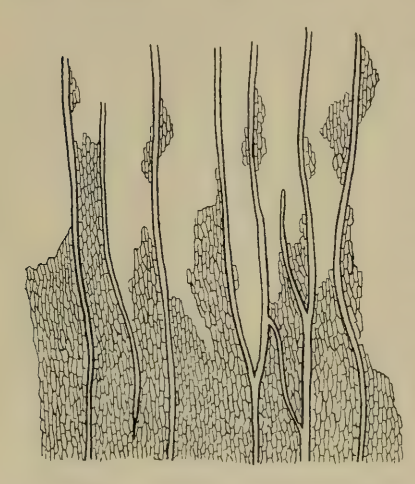


Fig. 522. *Romulea bulbocodium.* Ausfaserung eines vorjährigen Scheidenblattes. (Original B.)

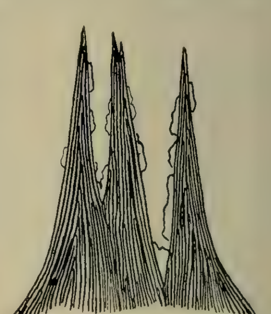
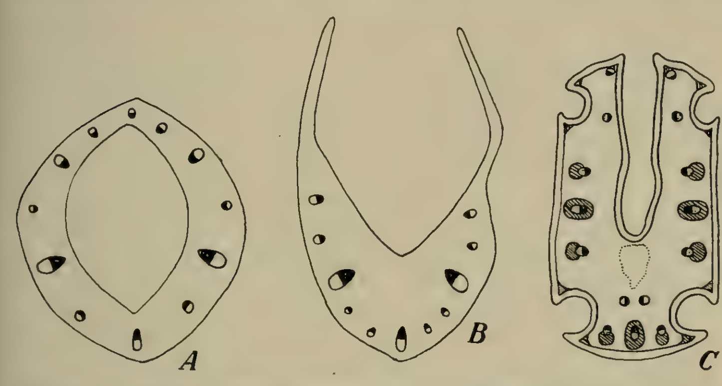
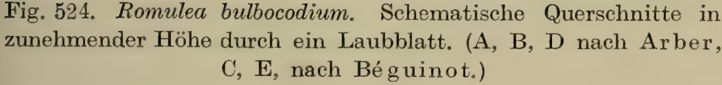


Fig. 523. *Romulea bulbocodium.* Spitzen am oberen Rand einer vorjährigen Laubblattbasis. (Original B.)

Der enge Scheidenteil der unteren Laubblätter, wie auch die ganze Scheide der stengelständigen ist verhältnismäßig sehr zart. Er bildet unten eine Röhre

mit ziemlich elliptischem Querschnitt, deren zugespitzt elliptisches Lumen nur wenig nach der Ventralseite exzentrisch liegt, so daß die Wand ziemlich gleichmäßig dick erscheint. Auffallend ist hiebei, daß das mediane Gefäßbündel sehr klein ist, die größten sind die beiden kurz vor dem Querdurchmesser liegenden seitlichen Bündel. Mechanische Elemente sind nicht ausgebildet, und da dieser Teil der Scheide vom Licht abgeschlossen im Boden versteckt bleibt, fehlt ihm auch das Chlorophyll. Das Lumen verschiebt sich nach oben zu immer mehr gegen die Ventralseite, deren Wand dadurch immer dünner wird, im gleichen Verhältnis als der Blattrücken an Dicke zunimmt, und schließlich geht die geschlossene Scheide in die ventral offene über, die verschieden lang sein kann. In ihren unteren Teilen ist sie deutlich reitend mit weit vorgezogenen, sehr dünnen Flügeln. Da die Rinne jedoch immer mehr an Tiefe abnimmt, wird der Rücken des Blattes immer mächtiger. Dabei geht nun in seinem Bau eine charakteristische Veränderung vor sich, indem einesteils sich zwischen den seitlichen Hauptsträngen und der Mediane und ebenso zwischen den Hauptbündeln und den Flügeln je eine — im ganzen also vier — Rinnen entwickeln, in denen die Spaltöffnungen verborgen sind, anderseits die Ausbildung mechanischer Elemente erfolgt. Der Querschnitt zeigt nun das Bild von Fig. 524c.





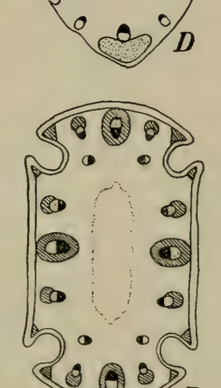


Fig. 524. *Romulea bulbocodium.* Schematische Querschnitte in zunehmender Höhe durch ein Laubblatt. (A, B, D nach Arber, C, E, nach Béguinot.)

Mechanische Elemente umgeben das mediane und die beiden seitlichen Hauptbündel, sitzen kappenartig dem Siebteil der Nebenbündel auf und verstärken auch alle Kanten des Blattes. Die Scheidenrinne wird immer kleiner und endlich geht das Blatt in die Lamina über. Nun ist das Blatt monofazial und bildet einen seitlich zusammengedrückten Zylinder von etwa 1—1,5 mm Durchmesser, der, wie der Blütenstiel, in Form eines Kreisbogens nach außen und unten gebogen ist, mitunter sogar mehrere Kreisbogen bildet und überdies verschieden verdreht ist. Das Querschnittbild zeigt eine etwa rechteckige Form. In den Ecken dieses Rechtecks verlaufen die vier Spaltöffnungen führenden Rinnen, jede der Seiten besitzt ein mittleres Hauptgefäßbündel, welches von zwei kleineren flankiert wird. In der Mitte ist das Blatt hohl. Die Epidermis der Spreite besteht aus stark verdickten und mit dicker Kutikula überzogenen Zellen. Das Mesophyll ist nicht in Palissaden- und Schwammparenchym differenziert, sondern besteht aus gleichmäßigen ovalen Zellen. Die Länge der Blattspreite ist je nach dem Standort der Pflanze sehr variabel, bei *R. bulbocodium* aber jedenfalls immer bedeutend größer als die des Scheidenteiles.

Eine Ausnahmestellung unter den Laubblättern nehmen die Primordialblätter der Keimpflanze ein. Diese besitzen nur zwei Rinnen, und zwar kommen nur die beiden ventralen zur Ausbildung. Auch die Zahl der Gefäßbündel ist viel geringer. Es kommen nur die beiden seitlichen Hauptstränge, die wieder ganz von einer mechanischen Scheide umgeben sind, dann die beiden in der Mediane gelegenen Bündel auf der dorsalen und ventralen Seite, die nur am Phloëmteil von einem Baststrang begleitet werden, und sechs kleine Nebenbündel ohne mechanische Elemente zur Ausbildung (Fig. 525).

Dieser Bau der Laubblätter, bei welchem die Oberfläche auf ein Minimum reduziert wird, und überdies durch die dicke, aus kleinlumigen Zellen bestehende Epidermis und die Versenkung der Spaltöffnungen in die Längsfurchen ein weiterer Schutz vor Wasserverlust herbeigeführt wird, muß als ausgesprochen xeromorphe Anpassungserscheinung aufgefaßt werden. Auch die starke Entwicklung mechanischer Elemente gehört hiezu, da der Turgor allein auf trockenen Standorten nicht die notwendige Festigkeit der Gewebe erzielen könnte. Béguinot (19, S. 73) machte mit *R. bulbocodium* vergleichende Kulturversuche auf normalen, also trockenen und feuchteren Standorten, und fand, daß bei den Pflanzen in feuchter Lage die Epidermis zarter, das Lumen der Epidermiszellen weit größer wurde, und ferner, daß die mechanischen Scheiden der Gefäßbündel schwächer wurden und vom Gefäßbündel durch eine parenchymatische Scheide getrennt waren. (19, 3, 10, 32, 98, 102).



Fig. 525. *Romulea bulbocodium*. Schematischer Querschnitt durch das erste Laubblatt des Keimlings. Sklerenchym schraffiert. (Nach Béguinot.)

Dicht unterhalb der Blüte stehen, wie oben kurz erwähnt wurde, zwei Hochblätter, deren Aufgabe der Schutz der zarten Knospe ist. Da der Weg durch den Boden von den Blättern nicht gleich gut vorgebahnt wird, wie etwa bei *Leucoium*, überdies die Perigonblätter von *Romulea* sehr zart sind, ist dieser besondere Schutz sehr notwendig. Im Bau ähneln die Hochblätter sehr den Scheidenblättern. Das äußere ist grün und besitzt nur einen schmalen, häutigen Rand, das innere hingegen hat nur einen grünen Rückenstreifen, dafür aber einen breiten Rand, der von dunkeln Streifen durchzogen wird. Auch hier liegt das Hauptgewicht der mechanischen Ausbildung in der Nervatur, doch ist auch namentlich die äußere Epidermis aus ziemlich dickwandigen Zellen zusammengesetzt. Die Gefäßbündel sind besonders gegen die Spitze zu noch durch zahlreiche Anastomosen untereinander verbunden und werden von prosenchymatischen mechanischen Elementen begleitet. Das Mesophyll enthält Chlorophyllkörner. In der Regel ist das äußere Hochblatt etwas länger als das innere. Es ist auch viel derber, strohartiger als letzteres und scharf zugespitzt, während das innere zarter ist und an der Spitze mitunter abgestutzt oder sogar leicht ausgerandet. Beim Vordringen aus der Erde hüllt das derbe äußere Hochblatt die Knospe samt dem inneren vollständig ein. Später neigt es sich, ohne zu knicken, zurück und nun wird die Knospe noch immer durch das innere Hochblatt gestützt. Erst wenn sie eine gewisse Größe erreicht hat, legt sich auch dieses zurück, jedoch nicht vom Grund aus, wie das äußere, sondern mit einem starken, faltigen Knick etwa in der Höhe des oberen Fruchtknotenrandes, so daß es diesen auch noch weiterhin einschließt. (Vergl. Fig. 13.) Die Länge der Hochblätter hängt natürlich von der Größe der ganzen Pflanze ab und ist wie diese, je nach Standort und Ernährung, sehr großen Schwankungen unterworfen. In der Regel erreicht sie ca. $^1/_3$ der gesamten Blütenlänge, was bei normalen Exemplaren etwa 15—20 mm entspricht. (B.)

Die Blüte (Fig. 526). Die aktinomorphe, glockige Blüte besteht aus zwei gleichartigen trimeren Perigonkreisen, die an der Basis zu einer Perigonröhre vereinigt sind. Diese erhebt sich vom unterständigen Fruchtknoten zunächst als ein kurzes, etwa 1 mm weites, fast parallelwandiges Rohr, welches allmählich in den trichterig-glockigen Hauptteil der Perigonröhre übergeht. Die ganze Röhre nimmt etwa $^1/_3$ bis $^1/_5$ der gesamten Länge des Perigons ein. Sie läuft in die sechs Perigonabschnitte aus, die oblong-lanzettlich spitz oder wenig abgestumpft sind und sich vor dem Übergang in die Perigonröhre etwas verschmälern. Die größte Breite besitzen sie im ersten Drittel ihrer Länge. Die gesamte Länge des Perigons schwankt zwischen 15 und 54 mm und zwar hängt die verschiedene Länge nicht allein mit den ökologischen Verhältnissen zusammen, wie weiter unten gezeigt werden soll. Oft finden sich an nahe beisammen liegenden Standorten sehr verschieden große Blüten. So fand Béguinot (19, S. 80) in der Umgebung von Rom eine großblütige Form, deren Blumenkrone 30—38 mm lang war, eine kleinblütige mit 18—22 mm und eine mittlere Form mit 23—29 mm langem Perigon. Kurz ausgedrückt waren also in der Umgebung von Rom alle Längen von 18—38 mm vertreten, denn die Scheidung in drei Größenanordnungen ist willkürlich angenommen. Die Farbe des Perigons ist anfangs, solange die Knospe noch in den Hochblättern eingeschlossen und daher einer direkten Sonnenbestrahlung nicht ausgesetzt ist, schmutzigweiß mit gelblichem Anflug. Vom unteren Teil des Perigons ausgehend entwickelt sich später die mehr oder weniger deutliche Färbung zunächst längs der Hauptnerven und geht dann auf die Seitennerven und die benachbarten Flächen über. Die offene Blüte zeigt vom Grund bis etwa in die Mitte einen sattgelben Schlund, im übrigen Teil der Blüte auf dem ursprünglich weißlichen bis — selten — grünlichen Grund eine verwaschen violette Farbe innen, außen hingegen ist sie gelblich-violett; gelbe oder purpurne Streifen dienen als Saftmale. Bei der dalmatinischen var. *sublutea* ist die Perigonröhre sattgelb, die Abschnitte sind innen blaßviolett, außen meist gelblich. Die Farbe variiert übrigens ähnlich stark wie die Größe des Perigons. Nicht selten kommen Exemplare vor, welche längs der Gefäßbündel gelbliche und grünliche Streifen oder Ränder aufweisen, während im allgemeinen gerade diese Teile die intensivste Färbung besitzen. Auch die Farbintensität wechselt. Im allgemeinen sind die Farbtöne an den frühblühenden Exemplaren weniger ausgesprochen und zarter als bei späterblühenden. Auch sind die drei äußeren Tepalen kräftiger gefärbt als die inneren, die Dorsalseite meist deutlicher als die innere, und schließlich sind die kleinblütigen Formen meist blasser gefärbt als die großblütigen. Erwähnt sei endlich noch, daß auch weißliche Blüten vorkommen können.

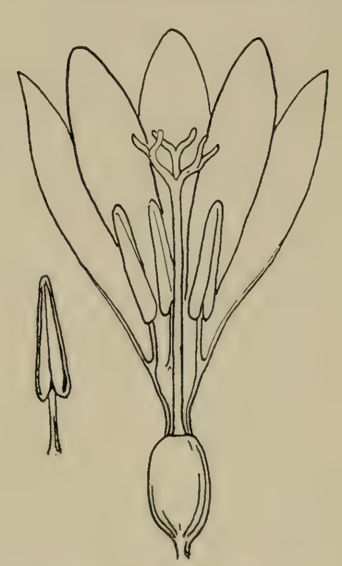


Fig. 526. *Romulea bulbocodium.* Blüte und Staubblatt. Das vorderste Perigonblatt und die vordere Hälfte der beiden seitlichen abgetragen. (Original B.)

Die überaus zarten Perigonabschnitte werden gewöhnlich von drei Hauptnerven in gleichem Abstand bogenförmig durchzogen, einem dorsalen und zwei seitlichen, die einander gegen den Grund, wie gegen die Spitze zu genähert sind, aber nicht in einander übergehen. Vom Mittelnerv geht eine große Zahl von schräg fiederförmig angeordneten Seitennerven aus, die ihn mit den beiden seitlichen Hauptnerven verbinden und von diesen aus wird wieder die schmale Randzone

durch zahlreiche kurze Seitennerven durchzogen[1]). Der äußerste Randstreifen ist frei von Gefäßbündeln.

Das Androeceum besteht, wie bei allen Iridaceen, nur aus einem trimeren Staubblattkreis, und zwar ist der äußere Kreis entwickelt; die Staubgefäße stehen also den äußeren Perigonabschnitten gegenüber. Während bei verschiedenen anderen Iridaceen mitunter Rudimente des inneren Staubblattkreises gefunden wurden[2]) oder doch wenigstens die Spurstränge, die zur Innervation der inneren Staubblätter gehörten, aufgefunden werden können[3]), wurden bei *Romulea* derartige Bildungen niemals beobachtet. Die Staubfäden sind im Schlunde der Blumenkronröhre dieser angeheftet, untereinander frei, aufrecht und starr. Sie sind zylindrisch, seltener dreieckig und auf der Innenseite von einer Furche durchzogen, mit der sie den Griffel umgeben. An ihrer verbreiterten Basis tragen sie kurze, einzellige Haare, die den Nektar vor unberufenen Besuchern und vor Feuchtigkeit schützen. Ihre Farbe ist gelblich-weiß, oft leicht violett überhaucht. Die Antheren sind linear-pfeilförmig mit einem zweispitzigen Grund. Sie sind extrors und unbeweglich an den Staubfäden befestigt, zweifächerig und gleich lang wie die Filamente, seltener etwas länger oder etwas kürzer als diese. Jedes ihrer beiden Fächer springt mit einem Längsspalt auf und entläßt so den gelblichen Pollen, der in reichlicher Menge produziert wird. Die Pollenkörner sind eiförmig-ellipsoidisch, in der Äquatorialebene mit einer kamm- oder flügelartigen Verdickung der Exine versehen, die auf der übrigen Fläche von kleinen Erhöhungen punktiert erscheint.

In zahlreichen Fällen wurde eine mehr oder weniger weitgehende Verkümmerung der Antheren beobachtet, die an einer Algerischen Lokalrasse bis zu einer deutlichen Gynodiöcie führt[4]), aber auch sonst bei *R. bulbocodium* recht häufig vorkommt. Gewöhnlich wird die Verkümmerung der Antheren an kleinblütigen Exemplaren beobachtet. Der Verkümmerungsgrad ist sehr verschieden. Es kommen Blüten vor, die zwar Pollen enthalten, dieser aber ist steril. In einem weiteren Grad fehlt der Blütenstaub überhaupt und die Antheren sind dann mehr oder weniger kümmerlich entwickelt. Stets sind aber die Staubfäden vorhanden, es kommt jedoch nicht selten vor, daß sie kürzer sind als bei normal entwickelten, zwittrigen Blüten. Wir werden uns mit dieser Erscheinung weiter unten noch näher zu beschäftigen haben.

Der Fruchtknoten ist unterständig, was ja mit zum Familiencharakter der Iridaceen gehört. Er sitzt zwischen den beiden Hochblättern, doch ist meist ein ganz kurzes Stielchen zu erkennen, welches ihn von der Insertion des oberen Hochblattes trennt. Er ist ungefähr eiförmig, leicht dreikantig abgeplattet und enthält in den drei Fächern je zwei Reihen anatroper Samenanlagen, die von zwei Integumenten eingehüllt werden.

In den Scheidewänden des Fruchtknotens, die einander nur bis zu enger Berührung genähert, aber nicht verwachsen sind, entwickeln sich in der Höhe der obersten Samenanlagen je ein Septalnektarium, welches nach Béguinot (19, S. 90) einen glykosehaltigen Nektar produziert. Jedes Nektarium wird von einem engen, radial gestreckten Spalt gebildet, der von einem epithelartigen Gewebe begrenzt wird. Darauf folgt ein mehrschichtiges Gewebe von kleinen, sehr dünnwandigen und inhaltsreichen Zellen. Jedes der drei Nektarien mündet mit einer dem freien Auge unsichtbaren Öffnung an der Basis des Griffels. Die Menge des erzeugten Nektars ist ziemlich bedeutend. Er wird durch die oben erwähnten einzelligen Haare der Staubfadenbasis geborgen und vor unliebsamen Besuchern geschützt (Béguinot 17).

---

[1]) Singhof, L. 144, S. 111.

[2]) Van Tieghem 146.

[3]) Singhof 144.

[4]) Battandier 12 und 13.

Aus der Mitte des Fruchtknotens erhebt sich der zylindrische, glatte und nackte Griffel, der bei normalen Blüten die Staubgefäße bedeutend an Länge übertrifft, jedoch ebenfalls in der Länge starken Variationen unterworfen ist. Seine Farbe ist, wie die der Staubfäden, weißlich, oft violett überlaufen. Der Griffel geht in drei dünne Narbenäste über, die sich ihrerseits wieder in je zwei fadenförmige Äste teilen, so daß sechs Narbenäste resultieren. Jeder derselben trägt auf der Oberseite (Innenseite) zahlreiche kurze Narbenpapillen, die zur Zeit der Empfängnisreife einen klebrigen Stoff ausscheiden und daher sehr gut zum Abstreifen des Pollens geeignet sind. Zu Beginn der Anthese sind sie noch mehr oder weniger gerade gestreckt und zusammengelegt, während die Antheren sich bereits öffnen. Die Blüten sind also protandrisch. Später breiten sie sich mehr oder weniger weit aus und stellen dem besuchenden Insekt ein weit ausladendes Hindernis entgegen, auf welchem der Pollen sicher abgestreift wird.

Blütenbiologie. Es bedarf wohl keines besonderen Hinweises, daß *Romulea bulbocodium* ausgesprochen insektenblütig ist, und zwar gehört die Blüte, wie bei der folgenden Gattung *Crocus*[1]) dem auf Bestäubung durch Apiden angepaßten röhrig-glockenförmigen Typus an. Schon die meist recht lebhafte Färbung mit den Kontrastfarben violett und gelb[2]), die den Apiden sehr zusagen, wie auch die gewöhnlich im Verhältnis zur ganzen Pflanze auffallend große Blüte sichern der Pflanze den Insektenbesuch. Wie Parlatore (110 III. 2a, S. 216) besonders hervorhebt, sticht das Violett der *Romulea*-Blüten überaus deutlich vom Grün der vegetativen Organe und der Begleitpflanzen sehr lebhaft ab. Dazu kommt noch die Tatsache, daß die *Romulea*-Arten nicht einzeln, sondern stets in größeren, mehr oder weniger geschlossenen Beständen oder Gruppen auftreten, so daß sie leicht schon von weitem gesehen werden. Auch die frühe Blütezeit — zum Teil schon im Januar —, in der die blumenbesuchenden Insekten noch keine große Auswahl haben, ist der Fremdbestäubung sehr förderlich. Der kaum merkbare Geruch der Blüten dürfte höchstens ein Wegweiser in den Schlund der Blüte sein.

Die frühe Blütezeit bringt es jedoch mit sich, daß die Blüte oft durch schlechtes Wetter gefährdet ist. Um dieser Gefahr zu begegnen, ist auch bei dieser Gattung die Fähigkeit ausgebildet, die Blumenkrone wiederholt zu öffnen und zu schließen. Normal wird diese Schließbewegung stets am Abend ausgeführt. Die Blüten öffnen sich erst, wenn die Sonne ziemlich hoch am Himmel steht, gewöhnlich zwischen 9 und 10 Uhr, und schließen sich auch schon am frühen Nachmittag, zwischen 15 und 16 Uhr (3—4 Uhr nm.). Die Öffnungsbewegung kommt aber nur bei direkter Sonnenbestrahlung zustande, bei bedecktem Himmel bleibt die Blüte auch tagsüber geschlossen, und ebenso tritt die Schließbewegung sofort ein, wenn die Sonne sich im Laufe des Tages verdeckt. Wir haben es hier also mit ausgesprochen ombrophoben Blüten im Sinne Hansgirgs (**63**) zu tun, wie sie namentlich an *Crocus* wiederholt beschrieben wurden[3]).

Im vollen Sonnenschein öffnen sich die Blüten sehr weit, die Perigonabschnitte wenden sich nach außen und bieten so den Besuchern einen guten Anflugsplatz dar. Von ihm aus wenden sie sich, geleitet durch die lebhafter gefärbten Saftmale und die sattgelbe Farbe des Schlundes, diesem zu, sei es um Pollen zu sammeln oder um zum verborgenen Nektar zu gelangen. Hiebei stellt sich ihnen zunächst die vorragende Narbe, dann aber der starr aufgerichtete Kreis der Staubgefäße entgegen. Indem

[1]) Bei *Crocus* spricht man zwar, wie entsprechenden Ortes ausgeführt wird, von einer ausgesprochenen Falterblume, doch wird fast nur Besuch durch Apiden beobachtet, deren langrüsseligen Arten der Nektar gut erreichbar ist. Abgesehen von der langen Perigonröhre ist die Blüte jedoch in der Form der *Romulea*-Blüte gleich.

[2]) Vergl. auch Knoll 88.

[3]) Vergl. die Literaturangaben bei *Crocus*.

die Bestäuber nun diesen auseinanderbiegen, um in den Schlund der Blüte zu gelangen, werden sie besonders auf der Rückseite reichlich mit Blütenstaub bedeckt, den sie bei Besuch einer zweiten Blüte zunächst unbedingt auf den weit vorstehenden und breit ausgebreiteten Narbenästen abstreifen müssen, bevor sie wieder zu den Staubgefäßen gelangen. Auf diese Art ist die Fremdbestäubung gesichert, zumal da die Staubgefäße früher den Pollen entlassen, als die Narben empfängnisfähig werden, die Blüten also protandrisch sind. Dennoch kann auch Übertragung des eigenen Blütenstaubes auf die Narbe die Befruchtung herbeiführen und zur Ausbildung keimfähiger Samen dienen. Als Besucher der *Romulea*-Blüten wurden von Béguinot (17 und 19), Battandier (12), Scotti (139) und Pandiani (109) besonders Apiden beobachtet. Letzterer beobachtete an *R. bulbocodium* und *R. ligustica* besonders *Bombus terrestris* und *Bombus pascuorum*, aber auch andere Besucher, wie Coleopteren aus den Gattungen *Melighetes* und *Apion*, ferner Ameisen (*Plagiolepis pygmaea*) und Thripsiden, von denen die Coleopteren gleichfalls die Bestäubung herbeiführten, während die anderen nutzlos, ja schädlich genannt werden müssen.

Die Bevorzugung der Fremdbestäubung geht bei einer algerischen Lokalvarietät, die von Battandier (12 und 13) als *Romulea bulbocodium* var. *dioica* beschrieben wird, soweit, daß eine ausgeprägte Zweihäusigkeit entsteht. Battandier fand in Algerien eine kleinblütige, blasser gefärbte Form mit spitzigeren Perigonabschnitten, deren Antheren steril waren. Er hielt sie anfänglich für degenerierte Hybriden, bemerkte jedoch später, daß es ausgesprochen weibliche Blüten seien. Der Griffel dieser weiblichen Blüten ist viel kürzer als bei normal ausgebildeten, zwittrigen, so daß die Narbenlappen zwischen den Antheren in gleicher Höhe mit diesen stehen. Diesen weiblichen Blüten entsprechen mehr oder weniger männliche, mit großem Perigon und langem Griffel, deren Antheren reichen Blütenstaub hervorbringen. Von 132 kurzgriffligen — also weiblichen — Exemplaren brachten 108 Samen hervor, während die übrigen 24 steril blieben, dagegen blieben von 84 langgriffligen, männlichen Blüten 83 steril, ein Exemplar brachte Samen hervor. Aus diesen Zahlen schloß Battandier, daß die Zweihäusigkeit noch nicht ganz erreicht, sondern nur erstrebt ist. Wie nun spätere Untersuchungen anderer Autoren, wie Freyn (55), Martelli (97), Pandiani (109.) — die der beiden letzteren an *R. ligustica* — und besonders Béguinot (19), ergaben, kommen außer dieser, in ihrem Verbreitungsgebiet sehr beschränkten, fast rein diözischen Varietät, auch an anderen Standorten alle möglichen Übergänge und Annäherungen an diese vor.

An großen Mengen von Material konnte Béguinot eine gewisse Übersicht über die realisierten Möglichkeiten gewinnen. In Bezug auf die Größe der Blumenkrone und auf die Griffellänge fand er folgende Typen. Zunächst kommen Exemplare mit großer Blumenkrone vor, die gewöhnlich, aber nicht stets langen Griffel besitzen; dann kleinblütige mit meist kurzem Griffel; endlich eine mittelgroße Form mit bald langem, bald kurzem Griffel, alle aber zwitterig. Mit absoluter Vorherrschaft bei den kleinblütigen Formen fand er Exemplare, deren Pollen steril und deren Antheren verkümmert waren, also ausgesprochen weibliche Blüten. Unter diesen kommen wieder kurz- und langgriffelige Pflanzen vor. Nicht allzu selten fand er aber auch Exemplare mit ziemlich großer Blüte, deren Antheren ebenfalls verkümmert waren. Ebenso findet die Regel, daß die großblütigen Formen lebhafter in der Farbe sind als die kleinblütigen, zahlreiche Ausnahmen.

Dagegen konnte Béguinot die interessante Feststellung machen, daß die Gynodiözie bei den zeitig, etwa Ende Januar, blühenden Exemplaren vorherrschend ist, und zwar sowohl an kurzgriffeligen wie an langgriffeligen, und bei den später blühenden mehr und mehr an Häufigkeit abnimmt. Unter am 20. Januar blühenden Exemplaren fand er zumeist gynodiözische Exemplare, sowohl mit kurzem, wie mit langem Griffel, deren Perigon klein oder mittelgroß war. Besonders bemerkens-

wert ist es, daß an einem Exemplar, dessen erste Blüte zwitterig, gut 30 cm lang und langgriffelig war, die zweite, wenige Tage später erblühte, hingegen nur ein 20 mm langes Perigon entwickelte, gleichfalls aber mit langem Griffel. Künstliche Selbstbestäubung an großblütigen, langgriffeligen Exemplaren, die in Algerien rein männlich sind, ergab ausnahmslos keimfähige Samen; hingegen blieben solche Exemplare von der algerischen Varietät auch in Kultur steril. Es gibt demnach wirklich auch in der Natur jede der theoretisch möglichen Kombinationen. Es ist nun selbstverständlich, daß bei den kurzgriffeligen Blüten, deren Narbenäste sich mit den Antheren in gleicher Höhe befinden, beim abendlichen Schließen der Blüte unbedingt Selbstbestäubung eintreten muß, sofern die Antheren fertil sind, was ja durchaus häufig der Fall ist; die Antheren werden dabei direkt an die Narbenäste angepreßt. Wie die oben genannten Versuche ergaben, ist *Romulea* nicht selbststeril, sondern ergibt auch bei Autogamie reife, keimfähige Samen.

Béguinot sucht nun aus der Tatsache, daß einesteils die frühblühenden, ebenso aber auch die unter ungünstigen Verhältnissen lebenden Exemplare am häufigsten kleinblütig und blasser gefärbt sind, und anderseits Gynodiözie vorzugsweise eben an solchen kleinblütigen Exemplaren auftritt, die Erscheinung derselben in folgender Weise zu erklären. Die frühblühenden Exemplare beginnen ihre Vegetation schon im regenreichen Winter, zu einer Zeit also, in der die Kraft der Sonnenstrahlen noch gering und oft durch längere Zeit die Sonne überhaupt verdeckt ist. Durch die Regengüsse ist die Nährsalzlösung des Bodens sehr verdünnt und überdies der Boden stark wasserhaltig, was bei einer Pflanze mit so ausgesprochenen Anpassungen an xerophile Lebensweise notwendig zu bedeutenden funktionellen Störungen Anlaß geben muß. Unter ungünstigen Lebens- und Ernährungsverhältnissen kann es aber bei im Topf kultivierten Exemplaren sogar vorkommen, daß ursprünglich großblütige, langgriffelige und zwitterige Formen sich in kleinblütige gynodiözische verwandeln. Die Verkleinerung der Blüte und die geringere Intensität ihrer Farben sind also die Antwort auf die ungünstigen Lebensbedingungen und ebenso die Kurzgriffeligkeit und das Verkümmern der Antheren; alles zusammen also nicht Neubildungen, sondern Degenerationserscheinungen ursprünglich großblütiger langgriffeliger und zwitteriger Pflanzen. Daß sowohl groß- wie kleinblütige Exemplare mit allen Übergängen am gleichen Standort vorkommen können, erklärt Béguinot damit, daß die Lebensbedingungen hier eben nur scheinbar gleichartige sind, tatsächlich aber doch Verschiedenheiten vorliegen, die sich unserer Beobachtung zwar entziehen, bei der Pflanze aber doch die erwähnte Verkümmerung herbeizuführen imstande sind[1]). Durch Vererbung, wie es Béguinot nennt, Beharrungsvermögen, wie ich es lieber nennen möchte, kann es weiters auch dazu kommen, daß Kleinblütigkeit und Gynodiözie noch länger erhalten bleiben, wenn sich auch die meteorologischen Verhältnisse gebessert haben[2]). Nur bei der algerischen Varietät scheint eine wirkliche Vererbung vorzuliegen, obwohl auch dies meines Erachtens durchaus nicht als erwiesen betrachtet werden kann.

Postflorationserscheinungen. Der Eintritt der Befruchtung läßt sich daran erkennen, daß die Blüte sich schließt, zusammenschrumpft und einige Tage später auch abfällt. Bald beginnt auch der Fruchtknoten anzuschwellen. Nun beginnen die Blütenstiele eine karpotropische[3]) Bewegung auszuführen, die das Ausstreuen

[1]) Vergleiche auch Correns Experimentelle Untersuchungen über die Gynodiözie, Ber. D. Bot. Ges., XXII (1904), S. 506; Weitere Untersuchungen üb. d. Gynodiözie, l. c. XXIII (1905), S. 452; Zur Kenntnis d. Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen, Pringsh. Jahrb. XLIV, 1907, S. 124 und Goebel (61).

[2]) Vergleiche: Raunkiaer. Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. Bull. Acad. Sc. Lett de Danem. 1906, Nr. 1, S. 31.

[3]) Vergl. Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte, Bonn 1882, und Hansgirg (65). Zur Kritik dieses Ausdruckes vergl. dieses Werk III. 3, S. 30, Anm. [1].

der Samen begünstigen soll. Während zur Zeit der Anthese die Blütenstiele, die sich noch im Bereiche der Scheidenblätter von der Hauptachse abzweigen, den Boden in einem leichten Bogen verlassen, ja mitunter sogar, wenn die Knolle sehr tief in der Erde steckt, kaum vortreten, so daß die Blüte auf der Erde zu sitzen scheint, beginnen sie sich nun durch interkalares Wachstum bedeutend in die Länge zu strecken. Haben sie eine gewisse Länge erreicht, so setzt eine geotropische Krümmung ein, durch die die Blütenstiele nach außen zu zurückgebogen werden, so daß schließlich die Kapsel, mit dem oberen Ende nach abwärts, dem Boden wieder sehr genähert ist. Auf diese Weise wird die Ausstreuung der Samen in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanze sehr begünstigt, und hieraus ist auch die Entstehung der oben erwähnten geschlossenen *Romulea*-Bestände zu erklären, die sonst, infolge der Seltenheit der Brutknollenbildung, kaum gebildet werden könnten, für die Pflanze jedoch große Vorteile bieten.

Frucht und Samen. Etwa 1—2 Monate nach der Befruchtung hat die Frucht ihre Reife erlangt. Es ist eine trockenhäutige, längliche, am Ende abgestumpfte Kapsel mit schwach angedeuteter Dreikantigkeit. Sie ist fast so lang wie die beiden sie stützenden Hochblätter oder sogar etwas länger als diese; die größtmögliche Länge beträgt 15 mm. Nach vollendeter Ausreifung springt die Kapsel längs der Mediane jedes einzelnen Fruchtblattes, also loculicid, auf, und entläßt die Samen in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanze.

Die Samen sind ursprünglich, d. h. kurz vor der Reife vollkommen kugelförmig, werden später aber durch gegenseitigen Druck verschiedentlich abgeplattet. Von der Spitze, d. i. vom mikropylaren Ende gegen die Chalaza, zieht sich als feiner, leicht erhabener und schon mit freiem Auge sichtbarer Strich die Raphe, ebenso ist rings um die Chalaza ein feiner, ringförmiger Wall ausgebildet, der eine etwas rauhe Oberfläche besitzt. Im übrigen ist die rotbraune Testa des etwa 2—3 mm im Längsdurchmesser, ca. 2 mm der Quere nach messenden Samens glatt und glänzend, wie auch keinerlei Anhänge an den Samen zu finden sind. Wenn auch die Ausstreuung am Ort durch die ganzen Postflorationseinrichtungen sehr begünstigt erscheint, so kann doch infolge der ziemlich kugelförmigen Gestalt der Samen durch stärkeren Wind ziemliche Strecken mit fortgerollt und so für eine Weiterverbreitung der Art gesorgt werden. Nach der Ausstreuung treten die Samen in eine durch das Klima bedingte Ruheperiode von einigen Monaten ein.

2. Gattung. **Crocus L.**

Die Gattung *Crocus* unterscheidet sich von der vorangestellten *Romulea* durch eine Reihe von Eigenschaften, unter denen die wichtigste wohl die außerordentliche Entwicklung der Blumenkronröhre ist, die zur Folge hat, daß der Stengel zur Blütezeit außerordentlich kurz bleiben kann, so daß der Fruchtknoten tief in der Erde verborgen bleibt. Aus diesem Grunde muß auch die Ausbildung der Brakteen eine andere sein als bei *Romulea*, wie wir weiter unten sehen werden. Namentlich diese hochorganisierten Blüteneinrichtungen lassen mich die Gattung *Crocus* als die höher entwickelte betrachten, obwohl die Art der Knollenausbildung in mancher Hinsicht scheinbar primitiver ist, wie auch die Blätter von *Romulea* hochentwickelte xeromorphe Anpassungserscheinungen zeigen, die auf den ersten Blick der der *Crocus*-Blätter überlegen scheinen. Es würde an dieser Stelle zu weit führen, wollte ich eine ausführliche Begründung meiner Ansicht entwickeln, auch sind die zur Beweisführung dienenden Untersuchungen noch nicht abgeschlossen. Ein Moment verdient jedoch noch hervorgehoben zu werden, das ist die Verschiedenheit der geographischen Verbreitung der beiden Gattungen.

Während die Gattung *Romulea* sich von Südafrika aus, wo ich die Wiege der Gattung vermute, über den ganzen Kontinent und die östlich vorgelagerten Inseln

bis ins Mittelmeergebiet ausbreitet, muß die Gattung *Crocus* als ausgesprochen ostmediterrane Gattung angesprochen werden, deren Hauptverbreitung in den Ländern im Osten und Nordosten des Mittelmeerbeckens zu suchen ist, während sie dem Süden, also den afrikanischen Gebieten fast vollkommen fehlt, indem nur zwei spanische Arten, *Crocus Salzmannii* und *C. nevadensis* die Meerenge von Gibraltar überschritten haben und sich in den marokkanischen und einem Teil der algerischen Küstengebiete ansiedelten. Eigentlich afrikanische Arten von *Crocus* gibt es nicht. Die größte Artenzahl besitzen die um das Ägäische Meer gelegenen Gebiete, besonders Kleinasien. Von hier aus erstreckt sich das Areal südwärts über Palästina, nach Osten und Nordosten bis an das West- und Südufer des Kaspischen Meeres, dringt rings um das Schwarze Meer bis etwa zum 50. Breitengrad nach Norden vor und überzieht gegen Westen zu die europäischen Mittelmeerländer, im Norden von einem Bogen begrenzt, der vom 50. Breitengrad auf der Länge des Schwarzen Meeres auf etwa 45° n. Br. an der französischen Westküste abfällt. Östlich vom Kaspischen Meer finden sich noch zwei zentralasiatische Endemismen. In einigen Gebieten nördlich der angegebenen Grenzlinie kommen nur mehr eingebürgerte Arten vor. Eine gute Übersicht über die Verbreitung der Gattung gibt Maw (99), indem er die Artenanzahl auf den einzelnen geographischen Längen- und Breitegraden zusammenstellt.

nördliche Breite	Artenzahl
50°	1
48°	7
46°	9
44°	17
42°	21
40°	**30**
38°	22
36°	13
34°	6
32°	1

Die Zahl der Arten ist also auf 40° n. Br. am größten, das ist die Breite von Spanien, Griechenland und Kleinasien, und nimmt gegen Süden sehr rasch, langsamer nach Norden zu stetig ab. Weniger einheitlich ist die Längenverteilung, die eine mehr zackige Kurve ergibt.

Länge	Artenzahl	
10°— 5° w. Gr.	0— 6	Spanien u. Nordafrika
5°— 0° w. Gr.	5— 1	
0°— 5° ö. Gr.	1— 3	
5°—10° ö. Gr.	1— 5	
10°—15° ö. Gr.	4— 7	Italien
15°—20° ö. Gr.	7—10	
20°—25° ö. Gr.	**8—19**	Griechenland, ägäische Inseln
25°—30° ö. Gr.	**18—15**	
30°—35° ö. Gr.	17—13	Kleinasien
35°—40° ö. Gr	14— 7	Syrien
40°—45° ö. Gr.	10— 6	
45°—50° ö. Gr.	6— 3	Kaukasus und Persien
50°—55° ö. Gr.	3— 1	

Die beiden noch viel weiter östlich liegenden Endemismen wurden hier nicht berücksichtigt. Aus dieser Tabelle ist zu ersehen, daß innerhalb der von 5 zu 5 Grad gewählten Abschnitte stets gewisse Schwankungen auftreten, daß aber von etwa 5° östl. Länge nach Osten zu die Artenzahl ständig, aber nicht stetig bis in

das Gebiet etwa von 24—30° östlicher Länge, das ist also das griechisch-kleinasiatische Gebiet, zunimmt, um dann allmählich gegen den 55.° ö. L. wieder abzufallen.

Nichts vermag besser die Herkunft der Gattung *Crocus* zu charakterisieren als diese Verteilung der Artenzahl. Damit ist aber auch ein tiefer Einblick in die Lebensweise fast aller *Crocus*-Arten geboten, denn ein großer Teil ihrer Charaktere in Bau und Lebensweise ist durch die Feststellung der ostmediterranen Herkunft gegeben. Wir sahen bei den Amaryllidaceen, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen der Lebensweise, besonders den Anforderungen an den Standort, der ostmediterranen und der aus dem westlichen Mittelmeergebiet stammenden Arten besteht. Die westliche Gattung *Leucoium* ist eine Pflanze der nassen Wiesen, ja ausgesprochener Sumpfgebiete (*L. aestivum*), während *Galanthus*, der aus Osten stammt, trockene Standorte liebt, den Sumpfgebieten direkt ausweicht (z. B. in Schlesien), und die noch ausgesprochener ostmediterrane *Sternbergia* ausgesprochen xerotherm angepaßt ist. Ich sagte oben: fast aller *Crocus*-Arten, denn in der Tat weicht *Crocus vernus* sensu latiore durch Bevorzugung mehr oder weniger feuchter Standorte von der xerothermen Lebensweise auffallend ab. In diesem Falle dürfte jedoch eine „physiologische Trockenheit" durch die Kälte des Standortes gegeben sein, durch die die gleichen Anpassungen wie bei den Trockenheit liebenden Arten bedingt werden. *Crocus vernus*, besonders in seiner weißen, kleinblütigen Form var. *albiflorus* reicht nun auch in der Tat am weitesten in das mitteleuropäische Gebiet. Wenn auch *C. reticulatus* noch weiter nach Norden vordringt, so ist dafür seine Verbreitung viel beschränkter. Alle übrigen Arten des behandelten Gebietes, es sind dies *Crocus biflorus* und seine var. *Weldeni*, und *C. banaticus* ragen mit ihrem Areal nur in den äußersten Süden des Gebietes hinein; eine Ausnahmestellung muß man endlich noch *C. sativus*, dem Safran, einräumen, der namentlich früher in ganz Mitteleuropa kultiviert wurde und überhaupt nur als Kulturpflanze bekannt ist. (B.)

Die **Keimung** wurde von Maw (99) und Raunkiaer (**154**, S. 253) beschrieben. Sie ähnelt in allen Punkten sehr stark der von *Romulea*. Über den Zeitpunkt der Keimung stellte Maw (l. c.) interessante Versuche an. Zunächst fand er, daß der Samen nach dem Ausfallen aus der Kapsel eine Ruhezeit von einigen Monaten unbedingt durchmachen muß und dann zur Blütezeit erst keimt. Die im Frühjahr blühenden Arten keimen also im zeitigen Frühling, die Herbstblüher etwa von September bis November. Stets bleibt aber im ersten Jahr die Keimung eines großen Teiles der Samen aus und erfolgt erst nach ein- bis dreijähriger Samenruhe in der Erde.

Von je 40 Samen, die er 1878 geerntet und im August 1879 ausgesät hatte erhielt er:

	1880	1881	
C. Imperati	25	9	Keimlinge
C. etruscus	2	31	„
C. vernus	2	22	„
C. asturicus	4	2	„
C. versicolor	0	13	„
C. aureus	3	1	„

Einige Nachzügler keimten noch 1882. Der Prozentsatz der aufgegangenen Samen ist hier, wenigstens bei manchen Arten, überhaupt auffallend klein, vermutlich darum, weil die Samen nicht im Jahr der Samenreife ausgesät wurden und dadurch wahrscheinlich ihre Keimfähigkeit (etwa infolge ungünstiger Aufbewahrung) zum Teil verloren hatten. Wenigstens ist kein anderer Grund aus Maw's Angaben zu entnehmen.

Da die Keimung bei *Crocus vernus* (Raunkiaer **154**, S. 253) und *C. aureus* (Maw 99, S. 16 ff.), also zwei einander wenig verwandten Arten, ganz gleichartig

verläuft, kann man annehmen, daß sie für die ganze Gattung ebenso einheitlich erfolgt, weshalb ich sie gleich an dieser Stelle beschreiben will.

Im ersten Stadium der Keimung erfolgt zunächst eine Vergrößerung des Embryos im Endosperm des Samens. Das Radikularende tritt hervor und zugleich vergrößert sich die Spitze des Keimblattes zu einem keulenförmig verdickten Gebilde, das im Endosperm stecken bleibt und die Aufsaugung der Nährstoffe desselben zur Aufgabe hat (Fig. 527 A). Der unverdickte Teil des Keimblattes verlängert sich

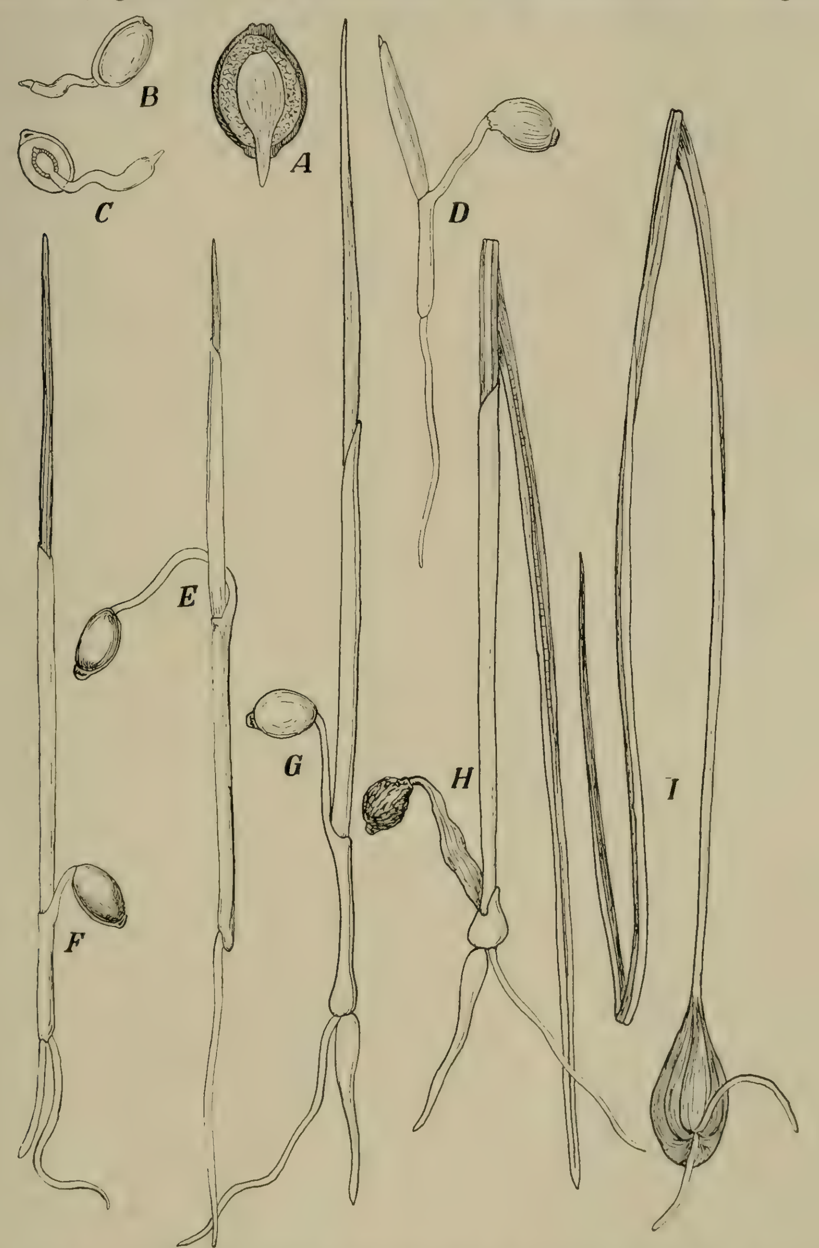


Fig. 527. Die Keimung von *Crocus*. A. November, B. Anfang Februar, C. Längsschnitt von B, D., E. Februar, F, G März, H April, J Juni. (Nach Maw.)

nun bedeutend und schiebt hiedurch den Embryo aus dem Samen heraus. Da es auch gegen die Basis zu allmählich dicker wird, setzt sich die unverbreitert bleibende Keimwurzel ziemlich scharf von seiner Ansatzstelle ab (Fig. 527 B, C). Nach einer gewissen Längenentwicklung des Cotyledo tritt aus seiner, bis dahin fast unsichtbaren Scheidenöffnung das erste Blatt hervor. Wie bei *Romulea* ist dieses ein farbloses Scheidenblatt (Fig. 527 D). Sowohl dieses Scheidenblatt als auch der Scheidenteil des Keimblattes erfahren nun noch eine bedeutende Längsstreckung, während der dünne Halsteil des Keimblattes sich nur mehr wenig oder auch gar nicht mehr verlängert. Die Keimblattscheide baucht sich nun seitlich von der Keimwurzel, an der Basis sackförmig nach unten aus. Inzwischen ist an der schräg aufreißenden Spitze des Scheidenblattes das zweite Blatt hervorgebrochen (Fig. 527 E). Dieses ist nun, im Gegensatz zum zweiten Blatt des *Romulea*-Keimlings, bereits ein grünes, normal entwickeltes Laubblatt, welches in diesem Stadium allerdings noch ganz zusammengerollt erscheint. Gegen *Romulea* ist hier also eine Reduktion der Zahl der Scheidenblätter eingetreten, da bei ersterer Gattung stets mindestens zwei Scheidenblätter ausgebildet werden, bevor ein Laubblatt erscheint. Während das junge Laubblatt sich allmählich streckt, bricht aus der Aussackung an der Basis des Keimblattes eine zweite Wurzel hervor, die senkrecht in die Tiefe strebt. Die Keimwurzel wird von dieser allmählich zur Seite gedrängt (Fig. 527 F). Die neue Wurzel verdickt sich immer mehr, namentlich an der Basis, und entwickelt sich so zu einer dickfleischigen Rüben- oder Zugwurzel, genau wie sie bei *Romulea* ausführlich beschrieben wurde (Fig. 527 G). Maw nennt diese Wurzel eine „verdickte ephemere Wurzel" (enlarged ephemeral root), ohne ihre Bedeutung als Zugwurzel zu erkennen, weshalb ihm auch das jährliche Tieferrücken der Knolle ein Rätsel bleibt. Schon während der Ausbildung dieser Wurzel hat sich die erste Knolle zu bilden begonnen und die Scheiden an der Basis etwas bauchig aufgetrieben. Die Verdickung der Achse schreitet nun fort und die Scheidenbasis des Keimblattes wird immer weiter ausgebaucht. Sie bleibt jedoch zunächst frisch, während der obere Teil der Keimblattscheide wie auch der Hals desselben einschrumpft und abstirbt. Der Samen selbst, seines Endosperms entledigt, beginnt nun gleichfalls zu vermodern (Fig. 527 H). Nachdem die junge Pflanze von der Rübenwurzel in die entsprechend tiefe Lage im Boden gezogen wurde, schreitet die Ausbildung der ersten Knolle fort, die niemals ein zweites Blatt entwickelt, sondern stets einblätterig bleibt, abermals ein Unterschied gegenüber *Romulea*. Beachtenswert ist aber, daß auch diese Knolle nicht, wie bei der erwachsenen *Crocus*-Pflanze, rundum gleich ausgebildet und kugelig ist, sondern länglich und dabei auf einer Seite tiefer greifend als auf der anderen (Fig. 527 I), so daß die Wurzeln nicht an der tiefsten Stelle, sondern seitlich inseriert sind. Eine scharfe Kante, wie bei *Romulea*, scheint hier jedoch niemals gebildet zu werden. Auch bei *Crocus* geht die Erstarkung der jungen Pflanze sehr rasch vor sich. Nach Maw ist sie schon nach Abschluß des zweiten oder dritten Jahres nach der Keimung blühfähig. In den ersten Jahren erfolgt während jeder Vegetationsperiode eine weitere Tiefersenkung der Knolle im Boden, wobei stets eine rübenförmige Zugwurzel gebildet wird. Nur in dem Falle, daß neben der Hauptknospe eine zweite, in der Achsel des nächst tiefer stehenden Blattes gebildet wird, was ziemlich oft der Fall ist, entwickelt jeder der beiden Neutriebe eine eigene Zugwurzel. Wie bei *Romulea* werden die gewöhnlichen Faserwurzeln von der alten Knolle entwickelt, während die Zugwurzel stets aus der Basis des Neutriebes entspringt. Schon durch ihr Wachstum, noch mehr aber durch ihre Kontraktion, wird die alte Knolle oft zunächst auf die Seite gedrängt, dann aber direkt um ihre Querachse um 90° verdreht, so daß sie schließlich seitwärts an der neuen Pflanze hängt. Maw (l. c.) stellte zur Feststellung des Tieferrückens einen mehrjährigen Versuch an. In einem 12.5 cm tiefen Blumentopf wurden 13 mm unter der Oberfläche *Crocus*-Samen ausgesät und von der Aussaat im August 1879

bis September 1884 nicht gestört. Nach dieser Zeit waren fast alle Knollen bis an die Drainagescherben am Boden des Topfes gesunken, und über jeder Knolle befand sich ein Streifen leerer Knollenhüllen in Abständen von rund 19 mm voneinander (Fig. 528), die das jährliche Tiefersteigen deutlich erkennen ließen. Ausgewachsene Exemplare fand Maw stets 7,5 bis 12.5 cm tief unter der Erdoberfläche. Die erstarkenden Pflänzchen zeichnen sich durch den fast regelmäßigen Besitz einer rübenförmigen kontraktilen Saftwurzel aus, die bei älteren Exemplaren nur verhältnismäßig selten auftritt. Auf der noch sehr kleinen, meist etwas schiefen vorjährigen Knolle, aus der nahe der Basis die fadenförmigen Nährwurzeln entspringen, sitzt der aus einem Kaulom mit sehr verkürzten Internodien bestehende Verjüngungstrieb, der eine wechselnde Zahl von Scheidenblättern (meist sind es drei) und ein, bei etwas älteren Pflänzchen zwei Laubblätter trägt. Die Saftwurzel entspringt aus der Basis des Verjüngungstriebes. Ob sie bei den aus Samen hervorgegangenen Erstarkungssprossen stets lotrecht in den Boden eindringt, oder, wie dies Loew (95, S. 205) bei *Crocus albiflorus* an solchen noch nicht blühenden Erstarkungssprossen, die aus Vermehrungsknospen älterer Mutterstöcke hervorgegangen waren, beobachtete, manchmal schräg verlaufen, konnte ich nicht feststellen. Der Zweck der Schräglage scheint jedenfalls der zu sein, daß hierdurch die Tochterknollen von der Mutterknolle entfernt werden, um einesteils selbst Raum zu gewinnen, anderseits auch Raum für neue Vermehrungssprosse zu machen. Bei Sämlingen ist dies natürlich nicht nötig, und ich glaube daher, daß die senkrechte Lage der Saftwurzel, wie sie von Raunkiaer (**154**, S. 243 f.) wie auch von Maw (99) dargestellt wird, und wie sie auch bei Keimpflanzen von *Romulea* die Regel ist, tatsächlich die normale sei.

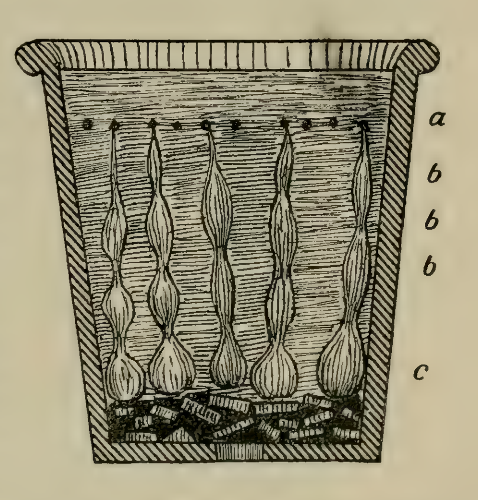


Fig. 528. Absteigen der *Crocus*-Knollen. a Höhe der Aussaat, b, b, leere Hüllen, c die in die Tiefe gerückten Knollen. (Nach Maw.)

Wurzeln. Die Ausbildung des Wurzelwerks ist, wiewohl es fast nur an *Crocus vernus* untersucht wurde, an allen Arten der Gattung ziemlich einheitlich. Die wichtigste Verschiedenheit liegt in der Größe der Saftwurzel, die jedoch auch innerhalb einer und derselben Art großen Schwankungen unterworfen ist. Die faserförmigen Nährwurzeln wurden nur von Draheim (42, S. 404) einer eingehenderen Untersuchung unterzogen. Dieser stellte bei *C. vernus* fest, daß die Entwicklung dieser Wurzeln bereits im Herbst einsetzt. (Vergl. auch Irmisch **87**, S. 166.) Sie entspringen aus der Basis der vorjährigen Knolle, und zwar nicht in deren Zentrum, wo der Ansatz der nächstälteren Knolle sich befindet, sondern an der Stelle, an der die annähernd flache Basis sich nach oben wölbt, in einem ringsumlaufenden Kranz. Durch den Eintritt des Winters wird die Weiterentwicklung unterbrochen und setzt erst im Frühling wieder ein. Schon sehr zeitig wird die metakutinisierte Spitze der Wurzel wieder gesprengt und die vorher stärkefreie Spitze wird mit Stärke versehen. Die sehr dicht stehenden Wurzeln wachsen nun weiter in die Länge, ohne sich jedoch zu verzweigen. Der Widerstand, der von den Wurzeln beim Durchdringen des Bodens allenthalben zu überwinden ist, führt dazu, daß sie nicht geradlinig wachsen, sondern schlangenförmig gebogen sind.

Wurzelhaare treten — wenigstens bei *C. vernus* — an den Nährwurzeln nicht auf (Fig. 529).

Sehr viel wurde hingegen über die namentlich an jungen Pflanzen auftretende Saftwurzel geschrieben. Ihr Mechanismus wurde erst in jüngster Zeit von Berckemeyer und Ziegenspeck genau untersucht und aufgeklärt (21, S. 228). Diese fanden rings um das zentrale Gefäßbündel der Wurzel gelagert zunächst einige Schichten dünnwandiger Zellen, zwischen denen große Interzellularräume waren. Hierauf folgt eine weitere Zone, deren Zellen derbere Zellwände besitzen und durch kleinere Interzellularen getrennt sind. Erst auf diese Schichten folgt die eigentliche Kontraktilitätszone. In dieser findet man die Zellen in Längszügen zusammenhängend. Die Wände dieser Zellen sind wie eine Spiralfeder gebaut, indem sie in spiralig verlaufende, verschieden stark lichtbrechende Zonen zerlegt erscheinen. Zwischen diesen Zellen eingestreut befinden sich sogenannte „Pufferzellen". Bei *Fritillaria* fanden Berckemeyer und Ziegenspeck eine distinkte Schichte von solchen Pufferzellen, bei *Crocus* hingegen sind sie regellos unter die anderen eingestreut, so daß im Querschnittbild verbreiterte Zellen zwischen Pufferzellen



Fig. 529. *Crocus vernus.* Wurzelwerk. (Nach Draheim.)

zu liegen kommen. Die Kontraktion kommt dadurch zustande, daß sich die Zellen der kontraktilen Zone, infolge des spiraligen Zellwandbaues in einer Zwangslage, einem Spannungszustand befinden, durch das Absterben des Puffergewebes aber diese Spannung ausgelöst wird. Dies geschieht nicht auf einmal, sondern es werden immer neue Zellen zerdrückt, bis endlich die ganze dickwandige Außenrinde zerpreßt ist. Dann ergreifen offenbar auch die zwischen den, dem Zentralbündel zunächst liegenden Rindenschichten und der großen aktiven Zone befindlichen Partien die Initiative. Die Interkutis und die unter ihr liegenden Zellschichten besitzen gewellte Zellwände und verhalten sich infolgedessen passiv.

Im allgemeinen wurde, namentlich von früheren Autoren, der Charakter der rübenförmigen Wurzel als Zugwurzel meist nicht erkannt, wie bereits bei *Romulea*

festgestellt wurde. Selbst Raunkiaer (**154**, S. 244 ff.) betrachtet sie nur als Wasserspeicher und nennt sie daher recht zutreffend „Saftwurzel". Auch Daniel (135) betrachtet sie als Reservestoffspeicher. Gerade bei *Crocus* glaube ich jedoch, daß — im Gegensatz zu *Romulea* — die Hauptfunktion der Saftwurzel tatsächlich in der Regel die einer Zugwurzel sein dürfte. Schon ihre oft sehr schwache Ausbildung spricht dafür, wie z. B. Loew (95) auch an älteren Stadien höchstens 3—6 mm Dicke und 7—20 mm Länge der Saftwurzeln beobachtete. Einige Arten mit besonders kleinen Knollen scheinen hingegen außerordentlich große, dicke Saftwurzeln auszubilden (vergl. Maw 99), die wir dann jedenfalls in erster Linie, wie bei *Romulea*, als Speicherorgan zu betrachten haben. Bei *Crocus sativus* beobachtete ich übrigens auch, trotz der großen Knolle, ziemlich dicke Saftwurzeln, die offensichtlich ihre Funktion als Zugwurzeln nur sehr unvollkommen ausführten, da die Tochterknollen nicht einmal von der alten Knolle abgelöst wurden. Innerhalb der Gattung scheinen also verschiedene Übergänge, von fast reinen Zugwurzeln zu Reservestoff- (namentlich Wasser-) speichern vorzukommen. Bei *C. vernus* ist die vorjährige Knolle noch zu einer Zeit, in der die Zugwurzel sich zu kontrahieren beginnt, so wenig verbraucht, daß offenbar sie allein schon als Speicherorgan genügt. Ob dies jedoch bei Arten mit besonders kleinen Knollen an extrem trockenen Standorten auch der Fall ist, wurde bisher nicht festgestellt. Ich glaube in diesem Falle die Notwendigkeit der provisorischen Wasserspeicherung durch die Saftwurzel annehmen zu können. Jedenfalls ist das Problem der Saftwurzel, trotz der zahlreichen Bearbeitungen durch Béguinot (19), v. Berg (**9**), Berckemeyer und Ziegenspeck (l. c.), Daniel (35), Draheim (42), Goebel (**56**), Lindinger (94), Massart (98), Rimbach (116, 117, 118), Terraciano (148) u. a.[1]) noch nicht als endgültig geklärt zu betrachten. (B.)

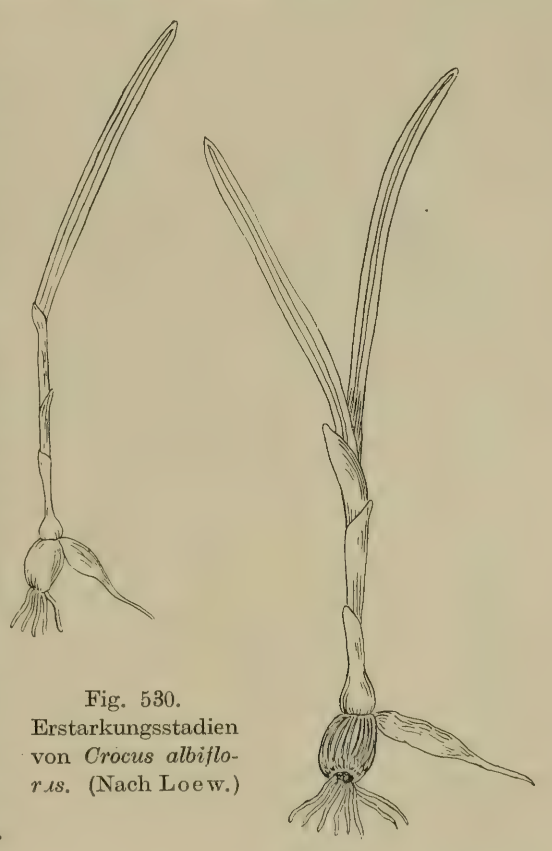


Fig. 530. Erstarkungsstadien von *Crocus albiflorus.* (Nach Loew.)

Eine ihrer Funktionen scheint es jedenfalls zu sein, aus Brutknöllchen hervorgegangene Tochterexemplare aus der Nähe der Mutterknolle zu entfernen, wie dies Loew (95) beobachtete. In diesem Falle sind die Zugwurzeln stets schräg gestellt (Abb. 530). Solange die Tochterpflanzen aber noch im Zusammenhange mit der alten Knolle stehen, wenden sie sich aber meist senkrecht in den Boden, wie die Beobachtungen Raunkiaers (**154**) und eigene Feststellungen zeigten (Abb. 531). Raunkiaer beobachtete übrigens auch das Auftreten von 2 Saftwurzeln, was jedoch nur sehr selten zu sein scheint.

---

[1]) Siehe *Romulea.*

Über die Häufigkeit der Zugwurzel berichten P. Müller (105) und Raunkiaer. Unter normalen Verhältnissen entstehen bei ca. 8 % der Pflanzen von *Crocus vernus* Saftwurzeln. Diese Zahl ist so konstant, daß sie offenbar ein Maß für das allmähliche Emporsteigen der Knolle ergibt. Sie ändert sich jedoch sofort sprunghaft, wenn durch äußere Einflüsse die Tiefenlage der Knolle gestört wird. So ergab die Zählung bei einem Beet, in welchem durch Umgraben viele Knollen der Oberfläche nähergebracht wurden, daß nun 71 % aller Pflanzen Saftwurzeln ausbildeten, während

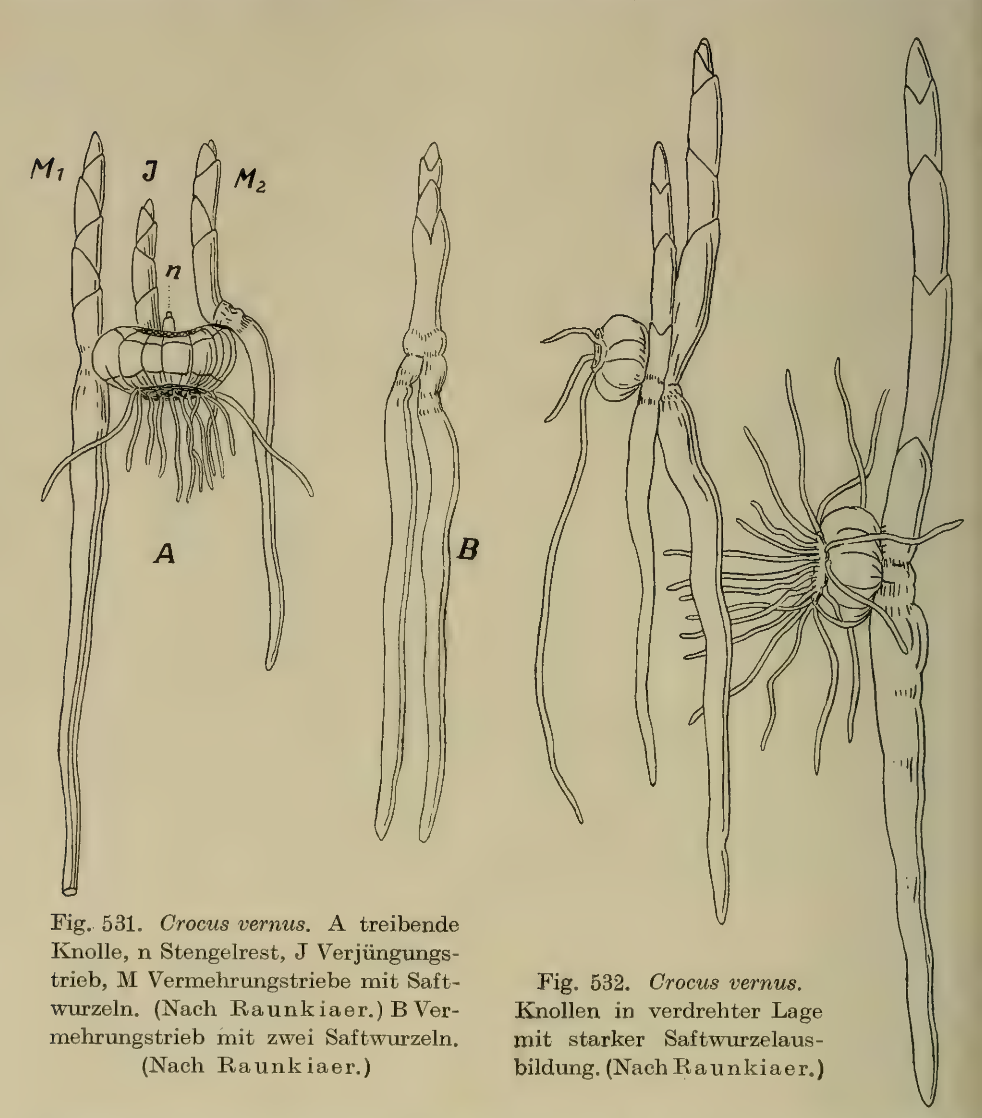


Fig. 531. *Crocus vernus.* A treibende Knolle, n Stengelrest, J Verjüngungstrieb, M Vermehrungstriebe mit Saftwurzeln. (Nach Raunkiaer.) B Vermehrungstrieb mit zwei Saftwurzeln. (Nach Raunkiaer.)

Fig. 532. *Crocus vernus.* Knollen in verdrehter Lage mit starker Saftwurzelausbildung. (Nach Raunkiaer.)

in einem zweiten, nicht umgegrabenen Beet das normale Verhältnis von 8 % gefunden wurde. Da solche Störungen auch meist eine Verdrehung der Knolle mit sich bringen, findet man besonders häufig an schief liegenden Knollen Zugwurzeln ausgebildet, die dann meist senkrecht in den Boden streben (Abb. 532). Bei normal liegenden Knollen kommt es übrigens vor, daß sich die Saftwurzel den Weg mitten durch die alte Knolle bahnt. Für gewöhnlich verläuft sie jedoch außen vorbei.

Aus dem plötzlichen Ansteigen der Häufigkeit ist zu ersehen, daß die Saftwurzel nicht eine periodisch regelmäßig nach einer gewissen Anzahl von Vegetationsperioden auftretende Erscheinung sein kann, wie aus dem unter ungestörten Bedingungen beobachteten konstanten Prozentsatz geschlossen werden könnte. Es muß vielmehr auf irgend eine Weise durch die verminderte Tiefenlage der Knolle erst die Bildung der Saftwurzel angeregt werden; wir hätten es demnach mit einer Art Reaktion auf einen Reiz zu tun. Welcher Art dieser Reiz eigentlich sei, ist jedoch noch völlig im dunkeln. Raunkiaer berichtet (a. a. O.), daß von 60 Pflanzen, die er im September ausgrub und dann im Kalthaus weiterkultivierte, ganz normal 8 % eine Saftwurzel entwickelten. Zur Zeit des Umsetzens hatten alle Knollen bereits Fadenwurzeln, kein einziges Exemplar aber noch eine Spur von einer Saftwurzel. Dennoch muß um diese Zeit der Anstoß zu deren Entwicklung bereits gegeben gewesen sein, andernfalls wäre nicht das normale Verhältnis aufgetreten. Der Versuch zeigt aber auch, daß um diese Zeit ein neuer Anstoß nicht mehr gegeben werden kann, denn es ist nicht anzunehmen, daß die Knollen alle in die richtige Tiefe im Blumentopf versenkt worden sind, und infolgedessen müßte man einen höheren Prozentsatz erwarten. Allerdings muß zugegeben werden, daß das Resultat des Versuches in dieser Hinsicht unklar ist, da eben nicht angegeben wurde, wie tief die Knollen gepflanzt wurden. Man könnte annehmen, daß die Dicke der Erdschichte, die von Blättern und Stengeln durchbrochen werden muß, also mit anderen Worten ausgedrückt, die Größe der Kraftleistung dieser Organe, die nötig ist um ans Licht zu gelangen, die Ausbildung der Saftwurzel beeinflußt, in der Weise, daß, wenn diese unter ein gewisses Minimum sinkt, die Zugwurzel angelegt wird, oder umgekehrt die Saftwurzel bis zu einem bestimmten Maximum normal ausgebildet, und durch Überschreiten desselben die Ausbildung unterdrückt wird. Dagegen spricht jedoch das Experiment mit dem umgegrabenen Beet, auf dem bereits im nächsten Frühjahr die Zahl der mit Zugwurzeln ausgerüsteten Exemplare auf 71 % stieg. Obwohl dies nicht ausdrücklich angegeben wird, muß man doch unbedingt annehmen, daß das Umgraben erst nach Abschluß der Vegetationsperiode erfolgte, daß also der durch die verringerte Tieflage induzierte Reiz nicht von den oberirdischen Vegetationsorganen aufgenommen werden konnte, sondern nur von der Knolle selbst. Als Erklärungsversuche blieben höchstens noch Verschiedenheiten in der Temperatur und Feuchtigkeit des Bodens in verschiedener Tiefe übrig, doch ist auch diese Annahme höchst unwahrscheinlich, da einesteils die Differenzen bei den geringen Niveauunterschieden kaum bemerkbare sein können, andererseits aber eine Tiefe selbst von 15 cm — tiefer kommt eine Krokusknolle kaum in den Boden zu liegen — den äußeren Verhältnissen entsprechend variieren muß. So muß diese äußerst interessante Frage heute noch als gänzlich ungelöst betrachtet werden.

Eine Richtigstellung halte ich noch für notwendig. Loew behauptet (in 35, S. 205, Fußnote), K. Schumann habe die Saftwurzel für einen ausläuferartigen Sproß betrachtet, wie auch Philippi das Auswachsen einer Saftwurzel in ein Blatt beobachtet haben will. Diese Bemerkung ist jedoch offensichtlich ein Mißverständnis. Schumann (135) schreibt wörtlich: „An den Internodien befinden sich Knospen . . . Lag die Knolle flach, so beginnen sie sich in der Regel zu derselben Zeit schon zu entwickeln und bilden kleine, kegel- oder hornförmige Sprößchen. Diese wachsen später senkrecht in die Erde hinab: sie erzeugen aus ihrer Vegetationsspitze eine kleine Knolle und sind bestimmt, die Pflanze in eine tiefere Erdschichte zu versenken.“ Es kann also gar nicht davon die Rede sein, daß hier Saftwurzeln gemeint sind. Von diesen schreibt Schumann überhaupt nichts. Es liegt hier jedoch eine andere Verwechslung Schumanns vor. Er gibt die Beschreibung der morphologischen Analyse eines „*Crocus vernus*“, der bestimmt kein solcher ist. Er muß also eine andere Gartenform als echten *C. vernus* betrachtet haben, da gerade bei *C. vernus* Ausläuferbildung nicht vorkommt. Möglicherweise war es ein

C. banaticus, der kleine Ausläufer bildet. Deutlich ausgeprägt sind diese aber nur bei zwei Arten der Sektion *Involucrati* 1. *Fibro-membranacei,* nämlich bei *C. nudiflorus* und *C. lazicus* (Abb. 533). Von anderen als den genannten drei Arten liegen Beobachtungen über Ausläuferbildungen nicht vor, sodaß man annehmen muß, Schumann habe entweder eine dieser Arten oder einen gärtnerischen Bastard derselben vor Augen gehabt.

Knolle: Wie bei *Romulea* ist auch bei *Crocus* die Knolle ein aus mehreren Stengelgliedern zusammengesetztes Gebilde. Die Übereinstimmung der beiden

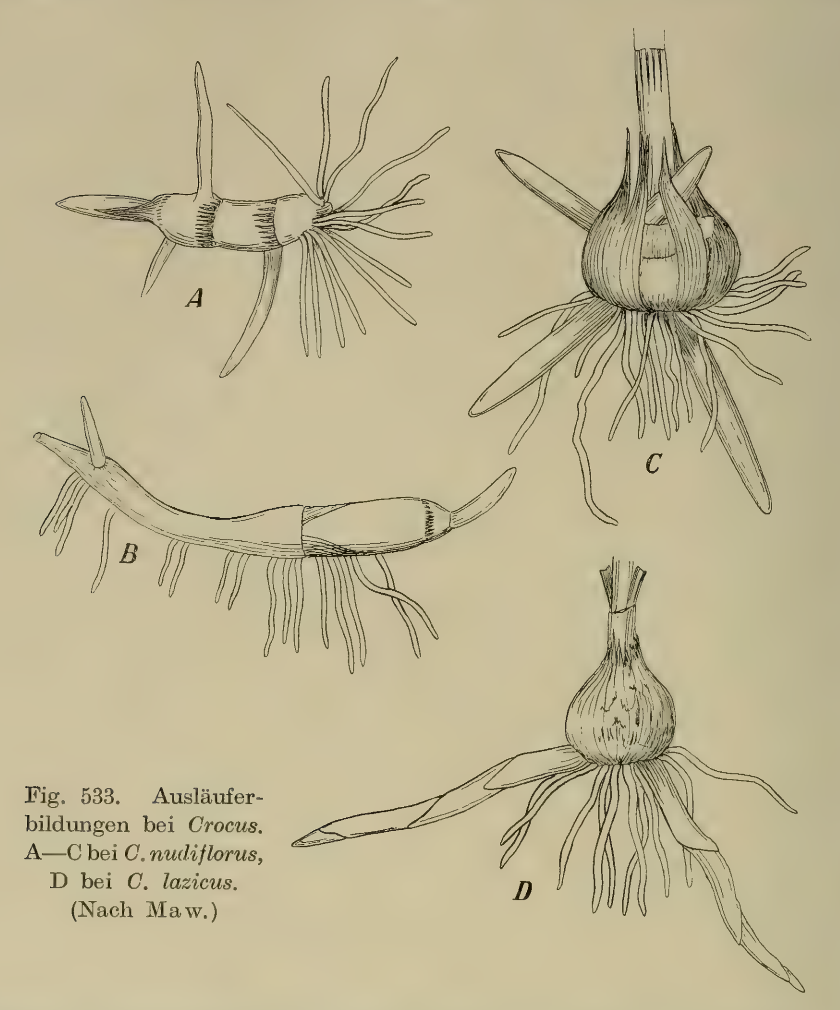


Fig. 533. Ausläuferbildungen bei *Crocus.* A—C bei *C. nudiflorus,* D bei *C. lazicus.* (Nach Maw.)

Knollen in ihrem Aufbau wird jedoch durch die verschiedenen Symmetrieverhältnisse sehr verschleiert. Während nämlich die Knolle der ersteren durch die Verkleinerung und Unterdrückung einer Seite, namentlich aber durch die einseitige, noch dazu in einer vorgeschobenen Kante erfolgende Ausbildung der Faserwurzeln deutlich einsymmetrisch ist, erscheint die *Crocus*-Knolle äußerlich vollständig isodiametrisch, radialsymmetrisch. Durch die Sproßfolge ist jedoch, wie wir weiter unten sehen werden, auch hier eigentlich ein unsymmetrischer Bau vorhanden. Prinzipiell sind die beiden Knollentypen gleichartig, was namentlich durch die Insertion der Wurzeln, die in beiden Fällen aus der vorjährigen Knolle entspringen,

klar zum Ausdruck kommt. Die erste Knolle einer Keimpflanze, die gegen Ende der ersten Vegetationsperiode zur Ausbildung gelangt, ist übrigens, wie bei *Romulea*, schief, also einsymmetrisch.

Die erwachsene Knolle von *Crocus* ist, wenn man von den Hüllen, durch die sie zwiebelförmiges Aussehen erhält, absieht, abgeplattet kugelförmig bis etwa linsenförmig, und auf der basalen wie apikalen Seite grubig vertieft. Während die basale Vertiefung meist sehr seicht ist, kann die der Oberseite oft mehrere Millimeter tief werden. Außen ist sie von mehreren trockenen, bei den verschiedenen Sektionen und Arten der Gattung sehr verschiedenartigen, untereinander aber gleichen Hüllen bekleidet, deren jede ursprünglich längs einer um die ganze Knolle verlaufenden Insertionslinie dieser angeheftet ist und den Rest einer Scheiden — resp. Blattbasis darstellt. Lediglich die unmittelbar an der Ursprungsnarbe — man könnte sagen am „Nabel" — der Knolle angeheftete Hülle weicht im Bau bis zu einem gewissen Grade von den übrigen ab. Maw bezeichnet sie als basale Hülle „basal tunic" im Gegensatz zur eigentlichen Hülle. Die Verschiedenartigkeit der Hüllenstruktur ist heute ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal für die einzelnen Sektionen, zum Teil auch Arten. Die Insertion der einzelnen Hüllen, also der Scheiden- und Laubblätter, ist an der Knolle deutlich in Form hellbrauner Ringlinien zu erkennen. Diese laufen jedoch nicht parallel, ihr Abstand ist vielmehr unregelmäßig. Namentlich unterhalb der Axillarknospen machen die Insertionslinien stets einen leichten Bogen nach abwärts. Die Axillarknospen sitzen dabei nicht direkt in der Achsel, sondern ein, oft beträchtliches Stück aufwärts verschoben. Dicht oberhalb der ersten oder zweiten Insertionslinie entspringt ringsherum ein gleichmäßig ausgebildeter Kranz von Wurzeln (Abb. 534), die sich auch bei den Frühlingsblühern schon im Herbst entwickeln, über den Winter aber das Wachstum einstellen. In der oberen Vertiefung steht etwas exzentrisch, meist neben einem Rest des vorjährigen terminalen Stengels, der neue Trieb. Da sich die Insertionslinien in der Grube stark häufen — ihre Zahl ist dabei sehr variabel —, ist er, wie auch der Stengelrest, anfangs von einer größeren Zahl ausgefaserter Hüllen umgeben und geschützt. Die Knolle ist als ausgezeichnetes Speicherorgan schon durch ihre chemische Zusammensetzung charakterisiert. Nach Maw (99, S. 2) enthält die von ihren Hüllen befreite Knolle im November folgende Stoffe:

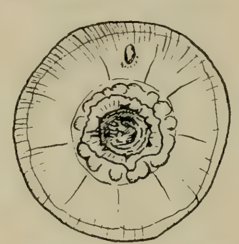


Fig. 534. Unterseite einer *Crocus*-Knolle Anfang September nach Entfernen der Hüllen. Die Wurzelanlagen sind bereits als Wülste zu erkennen. (Original B.)

Wasser	39,35%	
Oel	0,56%	
Eiweißstoffe . . .	3,19%	entsprechend einem Stickstoffgehalt von 0,51%
Stärke	48,44%	
Zucker	5,97%	
Rohfaser.	1,41% [1]	
Mineralbestandteile .	1,08%	
	100,00%	

Diese Zusammensetzung läßt es nicht verwunderlich erscheinen, daß die Knollen einiger Arten im Orient gegessen werden.

Stengel und Blattorgane. Die Triebknospe ist, wie auch alle Axillarknospen, ursprünglich von einem kleinen, bräunlichen, tütenförmigen Hüllblatt geschützt. Schon im Spätsommer, noch bevor die Wurzeln hervorbrechen, wird diese Hülle

[1]) Unter Rohfaser versteht der Lebensmittelchemiker die Zellwandbestandteile, also hauptsächlich Zellulose und Holzsubstanz.

gesprengt und der neue Trieb dringt als weiße Spitze vor. K. Schumann stellte genaue Untersuchungen an, um zu ermitteln, wann die einzelnen Organe für das nächste Jahr angelegt werden (136). Er fand noch Mitte Juni keine Spur von der Blüte. Der Vegetationskegel war um diese Zeit noch eine flache, schwach gewölbte und etwas spiegelnde Kalotte, die von schalenförmigen Blättern umhüllt war. Diese schalenförmigen Blätter zeigten nur einen kleinen Spalt auf der Seite, und Schumann schließt daraus, daß es nur Scheidenblätter seien, die Laubblätter aber noch nicht angelegt sind. Tatsächlich konnte er Ende Juni erst die Anlagen der Laubblätter feststellen. Unter diesen lag aber immer noch der glatte, undifferenzierte Vegetationskegel. Noch nicht blühfähige Pflanzen entwickeln dieses Stadium nicht weiter; der Vegetationsscheitel endet auch nach voller Entwicklung der Blätter blind, neben ihm, in der Achsel des obersten Blattes bildet sich dann die neue Verjüngungsknospe. Aber auch bei blühfähigen Exemplaren konnte er erst vom 25. bis 31. Juli Blütenanlagen feststellen, und zwar gleichgültig, ob es sich um Herbst- oder Frühlingsblüher handelte. Die späte Anlage der Blüte weist nun auf eine höchst interessante Tatsache hin. Wie Maw von *Crocus*-Züchtern in Saling am Washbusen erfuhr, werden in der gärtnerischen Praxis die Brutknöllchen im März gesetzt und bis zum Juni „gemästet". In dieser Zeit haben sie sich zu verkaufsfähigen Pflanzen entwickelt. Im Juni werden sie aus der Erde genommen und bis zur Pflanzzeit im Herbst trocken gelagert, und kommen im nächsten Frühjahr bereits zur Blüte. Es folgt daraus, daß die Blüten an der trockenen Knolle außerhalb der Erde angelegt werden. Bodenfeuchtigkeit ist gar nicht hierzu nötig, wie denn auch noch keine Spur von Wurzeln vorhanden ist, die ganze Knolle vielmehr den Eindruck vollkommenster Vegetationsruhe macht. Die Gleichartigkeit von herbst- und frühlingsblütigen Arten in dieser Hinsicht weist darauf hin, daß die Winterruhe eigentlich eine aufgezwungene Ruheperiode ist. Die Herbstblüher entwickeln sich nach Anlage der Blüte gleich kontinuierlich weiter und werden von der Winterkälte erst nach der Blüte zur Ruhe gezwungen, während die Frühblüher gewissermaßen zu spät kommen und unmittelbar vor der Blütezeit zum Einstellen des Wachstums gezwungen werden, um, sobald durch die Schneeschmelze der Boden frei wird, die Blüten vorzutreiben und zu öffnen. Diese Tatsachen lassen den Schluß zu, daß die Gattung *Crocus* aus einer Gegend stammt, in der es keine Winterruhe, sondern eine durch sommerliche Dürre hervorgerufene Lebenspause gibt, während an Stelle unseres Winters eine feuchtere, das Wachstum ermöglichende Zeit tritt. Beim Vordringen in Gebiete mit Winterkälte wurden nun die an und für sich nur mit geringfügiger Zeitdifferenz blühenden Formen in zwei wesentlich voneinander abweichende Gruppen geteilt, in Herbstblüher und Frühjahrsblüher, wobei jede der beiden Gruppen sich den neuen Verhältnissen noch weiter angepaßt hat. Diese Erwägungen ergänzen und bekräftigen den aus der geographischen Verbreitung gezogenen Schluß, daß *Crocus* aus dem Orient stammt und von dort aus sein heutiges Areal besiedelt hat. (B.)

Im Fortschreiten des Wachstums bohrt sich die kartilaginöse Spitze des äußersten Scheidenblattes eine gewisse Strecke weit durch das Erdreich. Dann stellt sie das Wachstum ein und wird etwas seitlich der Spitze vom nächsten Scheidenblatt durchbrochen, welches seinerseits auch noch nicht ausreicht, um den Trieb bis an die Erdoberfläche zu schieben und wieder vom nächsten abgelöst wird. Auf diese Weise nimmt die Länge der Scheiden von außen nach innen zu. Die inneren Scheidenblätter haben dann noch die Aufgabe, die im unteren Teil weißlichen und weichen Laubblätter zu stützen und aufrecht zu erhalten und bleiben daher bis gegen Ende der Vegetationszeit erhalten, während das äußerste oder die beiden ersten ziemlich bald absterben und verwesen. Letztere sind daher auch bald bräunlich gefärbt und geben dem Wachstum der neuen Knolle nur wenig nach, während die weißbleibenden, leicht durch die Nervatur gestreiften inneren Scheiden-

blätter sich, dem Wachstum der Knolle entsprechend, später blasenförmig ausbauchen und so zu den unteren Knollenhüllen werden. Die Zahl der Scheidenblätter schwankt zwischen 5 und 6. Einen Übergang zu den Laubblättern gibt es nicht. Noch bevor die Erdoberfläche erreicht ist, treten aus der schräg aufgerissenen obersten Scheide die Spitzen der Laubblätter hervor (Abb. 535). Die Blütenknospe ist um diese Zeit noch ganz kurz, zwischen den Laubblättern noch nicht emporgewachsen. Entfernt man aber die faserigen Hüllen der alten Knolle, so ist deutlich zu erkennen, daß schon um diese Zeit die neue Hauptachse sich etwas verdickt (Abb. 536), die Abwanderung der Reservestoffe aus der alten Knolle also schon begonnen hat. Diese ist aber doch noch sehr fest.

Das Emporwachsen der Laubblätter, die, noch in der Scheide eingeschlossen, schon grünlich gefärbt sind, erfolgt durch Streckung ihrer basalen Teile. Um den Erdboden durchdringen zu können, besitzen die Ersten eine rundliche kartilaginöse Bohrspitze. Gentner (57, S. 378) untersuchte diese bei *C. biflorus*. Sie zeichnet sich vor dem übrigen Teil des Blattes durch gelblichweiße Färbung und frühzeitige Entwicklung aus. Bei *C. biflorus* verbreitert sie sich nach beiden Seiten hin und ist noch durch die besondere Ausbildung der Epidermiszellen charakterisiert. Diese, sonst niedrige, langgestreckte, schmale Zellen, sind in der Bohrspitze teils isodiametrisch, teils aber sogar bedeutend höher als lang. Infolgedessen können sie den Druck der zu durchbrechenden Erdscholle leicht aushalten. Gentner vergleicht den Bau dieser Vorläuferspitze treffend mit einer durch viele Pfeiler gestützten Kuppel. Auch das unter der Epidermis gelegene Gewebe, in welchem auch die letzten Endigungen der Gefäße liegen, ist ziemlich dicht und hat etwas stärkere Zellwände als das übrige Parenchym (Abb. 537). Nur das erste Blatt — und zwar ist dies das unterste, längste — hat eine auf der Innenseite gewölbte Spitze, deren Fläche ziemlich scharf nach abwärts abgesetzt ist; dadurch bildet sich eine quer über die Blattspitze laufende Kante, an die sich die Spitze des nächsten Blattes anlegt. Dadurch wirkt die oberste Blattspitze gewissermaßen als Pflugschar und erleichtert den stumpferen Spitzen

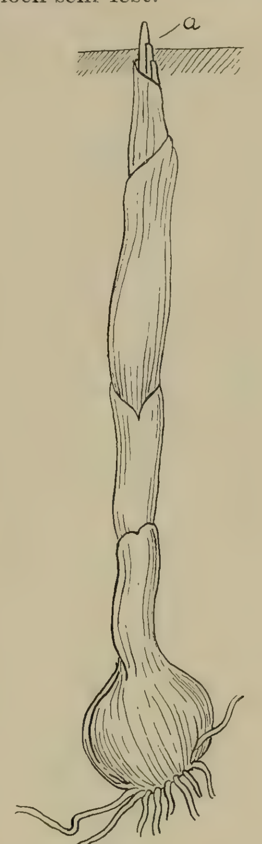


Fig. 535. *Crocus vernus.* Trieb beim Durchbrechen der Erdoberfläche. Die Spitzen der Laubblätter (a) eng aneinander gelegt. (Nach Areschoug.)

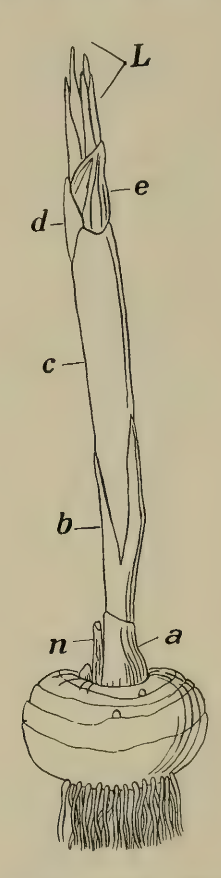


Fig. 536. *Crocus vernus.* Ausgetriebene Knolle nach Entfernen der Hüllen. N. vorjähr. Stengelrest, a-e Scheidenblätter, L. Laubblätter. (Nach Raunkiaer.)

der weiteren Blätter das Vordringen. Diejenigen Blätter, die sich erst später entwickeln und ins Freie treten, wenn die ersten den Boden schon durchbrochen haben, besitzen keine, oder doch nur eine schwach entwickelte Bohrspitze. Die Zahl und Form der Laubblätter variiert innerhalb der Gattung, mitunter sogar in ein und derselben Art. Der Grundbauplan ist jedoch für alle Arten gleich. Die Laubblätter haben eine sehr kurze, ringsum gleich hohe Blattscheide, die die junge Hauptachse rings umfaßt. Sie sind schmal lineal, am oberen Ende zugespitzt und gegen den weißlichen Grund zu verjüngt. Da ihnen besonders im unteren, stielähnlichen Teil alle mechanische Verstärkung fehlt, werden sie nur durch die Scheidenblätter aufrecht gehalten und sinken um, sobald diese weiter aufgerissen werden, was gegen Ende der Vegetationszeit meistens der Fall ist. Sie sind, im Gegensatz zur vorigen Gattung, ihrer ganzen Länge nach deutlich bifazial gebaut. Das mittlere Fünftel bis Drittel der Unterseite nimmt ein durch die ganze Blattlänge verlaufender breiter, zweikantiger Kiel ein, der dem ganzen Blatt den Charakter eines T- oder I-Trägers verleiht und daher wesentlich zu seiner Festigkeit beiträgt. Auf der Blattoberseite entspricht dem Kiel ein glänzendweißer Längsstreifen, der vom Dunkelgrün der übrigen Spreite lebhaft absticht. Die weiße Farbe rührt von großen Interzellularräumen her, die zwischen den ebenfalls farblosen Parenchymzellen unterhalb dieses Streifens liegen. Die Aufgabe dieser auffallenden Einrichtung ist noch gänzlich ungeklärt. Zu beiden Seiten des Kieles ist die Spreite nach unten eingerollt (Abb. 538). Da nur die Unterseite dieses Blatteiles Spaltöffnungen trägt, sind diese also in zwei, in die Tiefe der Einrollung reichenden Spalten verborgen, wodurch ein weitgehender Schutz gegen zu starke Wasserverdunstung gewährleistet ist. Der Grad der Einrollung ist aber je nach der Feuchtigkeit der Umgebung variabel, indem sich bei Trockenheit die Spreite stärker einrollt, bei genügend Feuchtigkeit mehr öffnet und infolgedessen eine automatische Regulierung der Wasserabgabe erzielt wird.

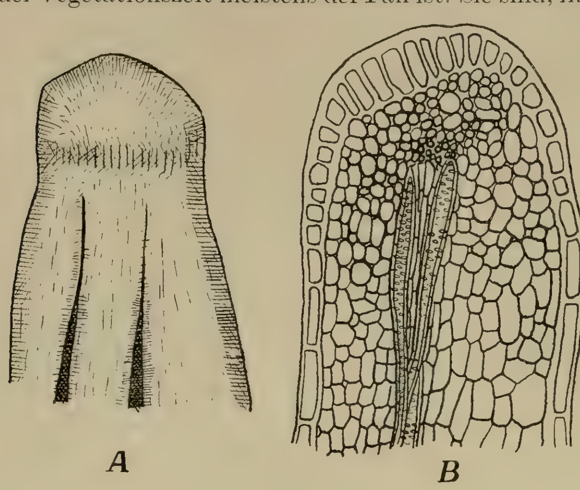
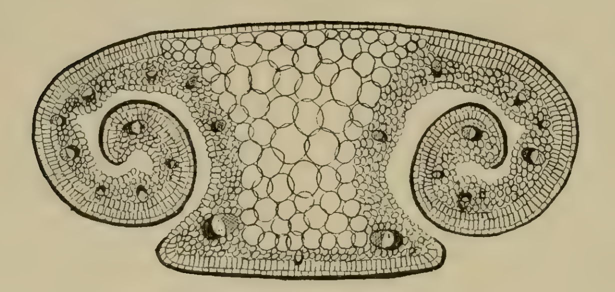


Fig. 537. Bohrspitze des Laubblattes von *Crocus biflorus*. A. von der Unterseite, B. Längsschnitt. (Nach Gentner.)


Fig. 538. *Crocus vernus*. Blattquerschnitt. (Nach Raunkiaer.)

Schon sehr frühzeitig kann man an der allmählich anschwellenden Grundachse einen deutlichen Unterschied in der Länge der Internodien feststellen. Die zwischen den Insertionen der Scheiden liegenden sind sehr klein, am größten die beiden zwischen dem letzten Scheidenblatt und dem ersten Laubblatt und zwischen diesem

und dem zweiten Laubblatt liegenden. Von diesem an werden die Internodien wieder kürzer. Mit zunehmendem Wachstum der Knolle werden die Distanzen der Insertionslinien natürlich allgemein vergrößert, doch bleibt das Längenverhältnis der Internodien annähernd gleich. An der erwachsenen Knolle von *C. vernus* stellte K. Schumann (136) genaue Messungen an. Da die Insertionslinien nicht parallel verlaufen, sind natürlich nur Grenzwerte anzugeben. Schumann fand die Distanzen:

Wurzelring — 1. Insertionslinie	1,5—2,5 mm,
1.—2. Insertionslinie	6—8 mm,
2.—3. ,, ...	2—4 mm,
4. Linie von der auf der Höhe der apikalen Depression	gleichmäßig 1 mm,
5. von jener	gleichmäßig 0,5 mm.

Die Messungen wurden über die Krümmung der Knolle durch Abrollen mit dem Maßstab ausgeführt. Die Insertion der ersten Scheidenblätter liegt noch unterhalb des Wurzelringes. Scheiden- und Laubblätter sind, wie besonders deutlich aus der Lage der Axillarknospen hervorgeht, spiralig angeordnet. Die Größe des Divergenzwinkels unterliegt aber sehr großen Schwankungen; jedenfalls ist sie niemals 180°.

Die anfangs noch stiellose Blütenknospe bleibt, solange nicht alle Blätter aus der Erde hervorgewachsen sind, in der Tiefe des Triebes, wo sie noch den Schutz der Scheidenblätter genießt, verborgen. Erst wenn der Weg durch die Laubblätter gebahnt ist, wächst sie und ihr kurzer Stiel rasch empor. Infolge ihrer Form sind aber die Laubblätter nicht hinreichend imstande, die zarte Blütenknospe zu schützen. Diese besitzt darum eigene, scheidenblattartig ausgebildete Hochblätter, durch welche sie vor Erde und Nässe geschützt wird, bis sie die Erdoberfläche erreicht hat. Bau und Anordnung dieser Blütenscheiden kann nach zwei Grundtypen erfolgen und hat daher Anlaß zur Einteilung der Gattung in die beiden Gruppen: *Involucrati* und *Nudiflori* gegeben. Auch die Sproßfolge ist bei diesen beiden Gruppen verschieden und soll daher erst bei Besprechung der einzelnen Arten beschrieben werden. (Über die vegetativen Organe vergl.: 3, 4, 19, 21, 32, 35, 42, 57, 94, 95, 99, 105, 116, 117, 118, 135, 136, 148 und **56**).

Die **Blüte** der Gattung *Crocus* ist charakterisiert durch ihre außerordentlich lange Perigonröhre. Der auf einem kurzen Stiel sitzende unterständige Fruchtknoten bleibt infolgedessen während der Anthese noch tief in der Erde verborgen, wo er noch von den Scheidenblättern und Brakteen geschützt wird. Er ist für gewöhnlich dreikantig abgeplattet, entsprechend den Zwischenwänden der drei Fächer, die im Querschnitt daher die Form eines Deltoids besitzen. In jedem Fach befinden sich zwei zentralwinkelständige Reihen von Samenanlagen. Diese sind fast alle horizontal gestellt, nur die obersten Samenanlagen in jedem Fache nehmen eine Mittelstellung zwischen der wagerechten und senkrechten Lage ein. Der Funiculus ist kaum erkennbar, die Samenanlagen sitzend. Sie sind anatrop und besitzen zwei Integumente. Ihre Befestigung an der dicken Mittelsäule ist derart, daß sie die Mikropylen nach außen wenden und einander den Rücken zukehren. In der Mittelsäule, vor den Septen und nicht in diesen liegen die drei Septalnektarien, deren Mündungen nicht im Grunde der Blumenkronröhre, sondern in der Griffelbasis etwas über jenem liegen. Aus dem Fruchtknoten erhebt sich einerseits die dünne Blumenkronröhre, anderseits der lange, dünne, fadenförmige Griffel, der an seinem Ende die verschiedenartig gestaltete, stets aber aus drei Hauptverzweigungen bestehende Narbe trägt. Häufig ist der Griffel mit der Innenwand der Kronröhre streckenweise fest verklebt, fast verwachsen. Die Länge der Blumenkronröhre variiert nicht allein unter den verschiedenen Arten, sondern auch, zum Teil abhängig von der Tiefenlage der Knolle bei verschiedenen Individuen einer und derselben Art ziemlich stark. Sie ist parallelwandig, mitunter einseitig etwas

abgeplattet und öffnet sich schließlich in einen trichterförmigen Schlund, der seinerseits in die sechs Perigonabschnitte übergeht. Vor den äußeren Perigonabschnitten, die meist etwas größer sind als die inneren, stehen dem Schlunde eingefügt, auf kurzen, starren Filamenten die pfeilförmigen Antheren. Die Farbe des Perigons ist weiß bis rötlich- oder bläulich violett oder gelb in verschiedenen Tönungen; bei den meisten Arten sind noch von der Grundfarbe abweichend gefärbte Zeichnungen, die innerhalb der Art stark variieren, zu finden.

Diesem Blütenbau zufolge wird die *Crocus*-Blüte als hochentwickelte Falterblume bezeichnet und zwar nimmt man an, daß die weißblütigen Arten und Varietäten auf Nachtfalter, die anders gefärbten auf Tagfalter angepaßt sind. Am häufigsten beobachtet man jedoch unter den Besuchern Apiden, die jedenfalls auch Bestäubung herbeizuführen imstande sind.

Der Pollen, der nach Maw (99) durch in regelmäßigen Abständen entwickelte Septen abgeteilte Pollenschläuche austreibt, ist gegen Nässe sehr empfindlich. Dieser Umstand, wie auch die aufrechte, nach oben zu offene Trichterform der ganzen Blüte machen einen besonderen Schutz gegen Regen notwendig, umsomehr als die Blütezeit selbst in den sonst trockenen Mittelmeergebieten mit einer regenreichen Periode zusammenfällt. Als eine solche, ausgezeichnet wirkende Einrichtung zum Schutze der inneren Organe ist die Fähigkeit der Perigonabschnitte anzusehen, eine spontane Schließbewegung auszuführen. Ausgelöst kann diese Bewegung einesteils durch plötzliche Verdunkelung werden, während die Öffnungsbewegung von plötzlicher Bestrahlung ausgelöst wird, so daß man von einer Ombrophobie sprechen könnte (vergl. Hansgirg, **63**). Besonders aber reagieren die Blumenkronzipfel auf Temperaturdifferenzen, worauf schon Duchartre (43) aufmerksam machte[1]). Eingehend wurde diese Reizbewegung von Pfeffer (112) studiert. Dieser konnte als Ursache sowohl der Schließ- als auch der Öffnungsbewegung eine Verschiedenartigkeit des Wachstums der Innen- und Außenseite des Perigons feststellen, in der Art, daß Abkühlung ein Wachstum der äußeren Zellschichten hervorruft, daher eine Schließbewegung eintritt, bei Erwärmung hingegen ein vermehrtes Wachstum der inneren Gewebsteile und damit eine Öffnungsbewegung stattfindet.

Als besonders empfindlich gegenüber Temperaturschwankungen fand Pfeffer die weißblühende Varietät von *Crocus albiflorus* sowie *C. luteus*. Die Untersuchungen wurden daher namentlich an diesen Arten angestellt. Allerdings gibt der Autor nicht an, ob er die Wildform oder eine Gartenzüchtung verwendet hat.

Die Vermittlung der Bewegung erfolgt in einer „Bewegungszone", die etwas über der Stelle, an der die Blumenkronröhre sich in die sechs Abschnitte teilt, liegt. Die Lage der Bewegungszone schwankt, doch fällt sie in weitaus den meisten Fällen in das unterste Viertel bis Sechstel der Perigonzipfel. Auch ihre Länge ist, sogar bei äußerlich gleichen Blüten, nicht immer dieselbe, wozu noch kommt, daß eine scharfe Begrenzung des bewegungsfähigen Abschnittes nicht möglich ist. Eine etwa 3 mm lange Zone des Perigonzipfels erfährt die stärkste Einkrümmung und wird daher als die eigentliche Bewegungszone angesprochen; von dieser aus nimmt die Einkrümmung gegen die Spitze wie auch gegen die Basis allmählich ab, in der Regel aber ohne gleich Null zu werden. Die Bewegungszone ist an der geschlossenen Blüte gerade oder aber schwach konkav oder konvex gekrümmt. Beim Öffnen der Blüte erhält sie jedoch immer eine konkave, also von der Blütenachse abgewandte Krümmung. Längs einer Strecke von 6 bis 15 mm ist die Auskrümmung der Perigonabschnitte ohne weiteres zu erkennen. Aber auch in dem darüber liegenden Teil kann auf eine Differenz in der Stärke des Wachstums der inneren und äußeren

[1]) Treviranus (Physiologie, 1838, S. 667) leugnet merkwürdigerweise diese auffallende und deutliche Bewegungserscheinung glatt ab.

Gewebeschichten geschlossen werden, da die Konkavität der Blätter sich vermindert und so auch dieser Teil nicht, oder wenigstens nicht immer, ganz unbewegt bleibt. Im Längsschnitt zeigt die Bewegungszone, wie auch der übrige Teil der Blumenkronblätter ein aus mehr oder minder zylindrischen Zellen aufgebautes Parenchym, mit luftgefüllten Interzellularräumen. Eine Anzahl tangential verlaufender Gefäßbündel teilt dieses Gewebe in eine innere und eine äußere Schichte, welch letztere in der Regel um eine Zellschichte weniger mächtig ist als die Innenschichte. Eine kleinzellige Epidermis mit oft gefärbtem Zellsaft begrenzt das Parenchym nach außen. Um absolute Werte der Wachstumsgröße zu erhalten, stellte Pfeffer genaue Distanzmessungen zwischen zwei, an der krümmungsfähigsten Stelle, mit Spirituslack aufgetragenen Punktmarken an. Die Messungen erfolgten an den äußeren Perigonabschnitten und zwar außen an allen drei Abschnitten einer unversehrten Blüte, von innen an Blüten, denen alle Abschnitte, mit Ausnahme eines äußeren, entfernt wurden, und die im Wasser stehend, im feuchten Raume gehalten wurden. Um genau messen zu können, wurden nur markante Ecken der Punktmarken in Betracht gezogen und die Größenveränderung der Bewegungszone mit dem Mikrometer abgelesen, wobei 1 Strich = 0.0076 mm entsprach. Pfeffer fand bei *Crocus vernus* (*albiflorus*), der auf Temperaturdifferenzen von 6—7 ° C innerhalb 15 Minuten reagiert, folgende Resultate:

I. Messungen vor und nach dem Öffnen der Blüten:

A. Messung der Außenseite:		B. Messung der Innenseite:	
Geschlossen:	Geöffnet:	Geschlossen:	Geöffnet:
214 Strich	214 Strich	214,5 Strich	220 Strich
217 „	218 „	181 „	185 „
187,5 „	188 „	208 „	210,5 „
209,5 „	210 „	205 „	212 „
196 „	196 „	191,5 „	196,5 „

Die Außenseite nahm hier also gar nicht oder nur wenig an Größe zu, während die Längenstreckung der Innenseite recht bedeutend ist.

II. Vor und nach dem Schließen:

A. Messung der Außenseite:		B. Messung der Innenseite:	
Geöffnet:	Geschlossen:	Geöffnet:	Geschlossen:
207 Strich	211 Strich	194,5 Strich	194,5 Strich
203 „	207 „	216 „	215,5 „
205 „	212,5 „	202 „	203 „
206,5 „	213 „	171 „	172 „
174 „	178,5 „	218 „	218 „

Diese Übersicht zeigt, daß bei Temperaturabnahme, also beim Schließen der Blüte die Außenseite des Perigonabschnittes im Wachstum gefördert, die Innenseite hingegen gehemmt wird.

Die Bogenzone war an den gemessenen Blüten an geschlossenen Blüten gewöhnlich annähernd gerade, an den offenen Blüten zwischen 15—30 mm konkav nach außen gekrümmt. Dennoch war der Fehler, der dadurch entsteht, daß nicht der Bogen selbst, sondern die Bogensehne gemessen wird, nicht beachtenswert, da die gemessene Strecke nie über 1,65 mm lang war. Er wurde daher gar nicht berücksichtigt.

Mit der berechneten Größe stimmen die Resultate der Messung gut überein. Die Dicke der Mittelrippe, an der gemessen wurde, betrug 0,3—0,5 mm; wenn sich nun ein gerader Streif von 0,5 mm Dicke so krümmt, daß die konkave Seite gleich lang bleibt und nur die konvexe sich verlängert, so wird die prozentuelle Verlängerung der Außenseite bei einem

Krümmungsradius	von 30 mm	Verlängerung	1,67 %,
„	„ 20 mm	„	2,5 %
„	„ 15 mm	„	3,3 %.

Tatsächlich betrug die maximale beobachtete Verlängerung, von 205 auf 210,5 Strich, fast 3,7 %.

Der Einfluß der Temperatur ist stets sehr deutlich, gleichgültig, ob die Blüte belichtet ist oder im Dunkeln steht. Auch über die Wirkung der Temperatureinflüsse schaffen die Untersuchungen Pfeffers (l. c.) vollkommene Klarheit. Bei mehrmaligem Schwanken an einem Tag kann auch mehrmals die Öffnungs- und Schließungsbewegung unmittelbar hintereinander eintreten. Bei einer und derselben Blüte beobachtete Pfeffer z. B. achtmal die Öffnungsbewegung und achtmal das Schließen an einem Tag. Hierbei ist es gleichgültig, ob die Temperaturänderung eine plötzliche ist oder allmählich erfolgt, gleichgültig ob die Pflanze sich im Topf oder in Wasser befindet. Jedoch läßt sich insoweit eine Veränderung in der Empfindlichkeit feststellen, daß Blüten, welche bereits seit längerer Zeit geschlossen waren, sich merklich schneller und weiter öffnen als solche, die sich eben erst geschlossen hatten, und analog die Reaktion offener Blüten auf Abkühlung rascher vor sich ging, wenn diese schon längere Zeit offen standen, als unmittelbar nach einer Öffnungsbewegung. Besonders empfindliche Blüten können durch eine Temperaturänderung von 5 ° C innerhalb von 8 Minuten geöffnet beziehungsweise geschlossen sein; beim Übergang von 12 ° C auf 22 ° C öffneten sich die Blüten oft schon in 3 Minuten vollständig. Besonders rasch erfolgt die Öffnung, wenn die Blüten in ein um 10 ° C gegen die vorherige Temperatur wärmeres Wasser getaucht werden, wobei die Reaktion innerhalb einer Minute vollständig abgelaufen sein kann. Diese besondere Beschleunigung der Reaktion beruht auf der, im Wasserbad schnelleren, Erwärmung des Blütengewebes. Eine graduell geringere Reaktionsbewegung ist aber schon bei sehr geringen Temperaturschwankungen bemerkbar. Eine Temperaturzunahme innerhalb 15 Minuten um 0,5—0,7 ° C ruft eine Bewegung von 1—3 Graden des Öffnungswinkels hervor.

In der Öffnungsbewegung läßt sich ein gewisses Trägheitsmoment feststellen, indem sich die Bewegung nicht plötzlich aufhalten oder in die Gegenbewegung umwandeln läßt. Wird eine im Öffnen begriffene Blüte wieder abgekühlt, so schreitet zunächst das Aufgehen noch etwas weiter fort und dann erst setzt die Schließbewegung ein.

8 ° C sind als das Temperaturminimum zu betrachten, unterhalb dessen überhaupt keine Bewegung eintritt. Ebenso gibt es ein Temperaturmaximum, über dem sich die Blüten langsam wieder teilweise zu schließen beginnen. Wird eine Blüte allmählich ansteigender Temperatur ausgesetzt, so schreitet die Bewegung anfangs rasch, später freilich langsam bis zu einer gewissen Temperaturgröße fort; dann tritt ein Stillstand der Öffnungsbewegung ein und bei weiterer Steigerung fängt sich die Blüte wieder zu schließen an. Dieser Wendepunkt liegt gewöhnlich zwischen 27 ° und 29 ° C. Bei höherer Temperatur tritt eine Art Hitzestarre ein, indem auch die Schließbewegung bei Temperaturabfall verlangsamt wird.

Wie bereits oben erwähnt wurde, hat auch die Verdunkelung beziehungsweise Belichtung einen Einfluß auf den Öffnungsgrad der Blüten. Bei gleichbleibender Temperatur führt Lichtentzug zum Schließen, plötzliche Belichtung zum Öffnen der Blüte. Auch dies wurde von Pfeffer durch Versuche sichergestellt, deren einen wir hier anführen wollen.

Versuch:

Anfangsstand um 10.40 Uhr vormittags:

Temperatur 19,4° C; Öffnungswinkel	Blüte 1 . .	50°
	Blüte 2 . .	48°
	Blüte 3 . .	54°
Verdunkelung für 30 Minuten; die Temperatur steigt auf 19,7° C; Öffnungswinkel	Blüte 1 . .	41°
	Blüte 2 . .	37°
	Blüte 3 . .	49°
Belichtung für 30 Minuten; Temperatur fällt auf 19,5° C; Öffnungswinkel	Blüte 1 . .	46°
	Blüte 2 . .	44°
	Blüte 3 . .	53°

Es sind demnach zwei die Bewegung auslösenden Reize zu unterscheiden: Licht und Temperatur. Die stärkere Wirkung übt die Temperatur aus, wodurch der Einfluß des Lichtes leicht übersehen wird. Für die Pflanze ist dies jedoch von Wichtigkeit, indem, wenn auch seltener der Fall eintreten kann, daß vor dem Eintritt eines Regenfalles die Temperatur wenig oder gar nicht abfällt. In diesem Falle läßt schon allein die Verdunkelung des Himmels die Schließbewegung eintreten und der Pollen ist daher auf jeden Fall vor Regen geschützt. Ebenso müssen sich bei Eintritt der Nacht die Blüten auch dann schließen, wenn die Temperatur noch nicht gefallen ist. In diesem letzteren Punkt wäre es jedoch auch denkbar, daß die Schließbewegung ohne äußere Reizwirkung als durch den Tagesrhythmus bedingte Bewegung aufzufassen wäre. Genauere Untersuchungen hierüber liegen nicht vor. (Vergl. auch Burgerstein 28.)

Postflorationserscheinungen: Die herbstblühenden *Crocus*-Arten gehen nach der Blütezeit sogleich in die Winterruhe ein. Die Blumenkrone welkt ab und der Fruchtknoten bleibt über den Winter unter der Erde, geschützt von den Scheidenblättern. Im Frühjahr, bei den Frühlingsblühern sogleich nach der Anthese, wächst der kurze Stengel heran, sodaß er bald beträchtlich über die Erdoberfläche ragt und die allmählich sich vergrößernde aufrechte junge Kapsel trägt. Auch die Blätter wachsen stark heran und nehmen nicht nur an Länge, sondern auch an Breite bedeutend zu. Mit der Basis sitzen sie der nunmehr schon stark angeschwollenen jungen Knolle auf und tragen in den Achseln schon deutlich erkennbare Axillarknospen. Die größte der Achselknospen besitzt das letzte Laubblatt. Sie ist von einem konisch geformten, weißen Hüllblatt geschützt, welches seine Mediane dem Blütenstengel zuwendet und dieser Stellung wegen von K. Schumann (136) als adossiertes Vorblatt angesprochen wird. Die vorjährige Knolle ist um diese Zeit schon welk und verliert allmählich die restlichen Reservestoffe, die nun in die junge Knolle überführt und durch die Assimilationsprodukte der Blätter wieder ergänzt werden. Außer der neuen Verjüngungsknolle trägt die alte noch 1—2—3, seltener noch mehr kleine Vermehrungsknöllchen oder Brutknöllchen, die im nächsten Jahre durch die Tätigkeit der Saftwurzeln losgelöst und zu neuen selbständigen Individuen werden. Bezeichnend ist, daß die alte Knolle niemals durch den Neutrieb vollkommen ihrer Reservestoffe beraubt wird, was eine Gefährdung des Individuums bedeuten würde, sondern stets ein kleinerer oder größerer Vorrat bleibt, bis die Blätter in volle Assimilationstätigkeit getreten sind. (Schumann 136.)

Frucht und Samen (Fig. 539). Im Laufe der Fruchtreife nimmt die anfangs auffallend dicke Zentralsäule des Fruchtknotens immer mehr an relativer Dicke ab. Die reife, vor dem Aufspringen stehende Frucht ist eine abgerundet dreikantige, mehr oder minder länglich-eiförmige Kapsel, die häufig an der schnabelartigen Spitze noch die vertrockneten Reste des Perigons trägt. Die gelblich gefärbten Kapselwände sind dünn und sehr brüchig. Kurz vor dem Aufspringen weichen die Plazenten in der Mitte wieder voneinander, so daß die Zentralsäule in drei Streifen zerlegt wird. Dann reißt die Kapsel in den Kanten, das ist also in der Mitte der Fächer (lokulizid) längs einer Linie auf, die schon zur Blütezeit, durch eine deutliche

Gewebsdifferenzierung erkennbar, angelegt ist. Das Aufspringen der Kapsel beginnt an der Spitze. Infolgedessen bildet sie zunächst ein becherförmiges, dreispitziges Gebilde, welches nur die obersten Samen leicht entläßt. Im weiteren Verlaufe biegen sich jedoch die drei Kapselteile weit nach außen, so daß die Samen leicht ausfallen können. Da die *Crocus*-Blüten bei Mangel an Bestäubern sehr leicht autogam befruchtet werden, sind die Kapseln in der Regel gut ausgebildet und reichlich mit Samen gefüllt. Nur *Crocus sativus*, der Safran der Kultur, ist überhaupt steril.

Sie Samen sind fast kugelig bis ellipsoidisch, ziemlich verschieden in Aussehen und Farbe.

Fig. 539. *Crocus vernus*. A. Gesamtansicht der Pflanze unmittelbar vor der Samenreife im Juli. (Nach Maw.) B. voll geöffnete Kapsel. (Original B.)

2. *Crocus albiflorus* Kit. Weißer Safran,

3. *Crocus vernus* Wulf. (= *C. neapolitanus* Hort.), Frühlingssafran,

4. *Crocus Heuffelianus* Herbert (= *C. banaticus* Heuff.), Heuffels Safran, Banater Safran.

Diese drei im Frühling blühenden Vertreter der Sektion *Involucrati—reticulati*[1]) stehen einander außerordentlich nahe. *C. neapolitanus* und *C. albiflorus* werden von vielen Autoren zu einer Gesamtart zusammengezogen und auch *C. Heuffelianus* wurde schon als Unterart zu „*C. vernus*“ gestellt. Ist nun schon die Trennung dieser Arten trotz einiger dazu berechtigender Unterschiede eine mehr oder minder kritische Angelegenheit, so herrscht noch eine weit größere Unstimmigkeit in der Nomenklatur. Namentlich der Name „*C. vernus*“ wird, besonders von älteren Autoren sehr häufig für *C. albiflorus*, letzterer Name oft nur für die weißblühende Form angewandt. Jedenfalls ist es stets angebracht, den Namen *C. vernus* nur mit Vorsicht aufzunehmen, da unter ihm sowohl *C. neapolitanus*, also der echte *C. vernus* als auch *C. albiflorus*, besonders häufig seine violett (aber klein!) blühende Form verstanden wird. Ich halte mich in dieser Frage daher an Fritsch[2]), der wohl die sauberste nomenklatorische Trennung durchführte. Über meine eigenen

[1]) Nach Maw 99.

[2]) Exkursionsflora.

Beobachtungen über den Zusammenhang von *C. vernus* und *C. albiflorus* an einem gemeinsamen Standort werde ich noch weiter unten berichten.

Außer dem, durch Kultur außerordentlich weit ausgebreiteten *C. sativus* und *C. biflorus* hat *C. albiflorus* das größte Areal unter allen Arten. Er ist die einzige mitteleuropäische Art, die sogar bis Spanien reicht. Von den Zentralpyrenäen am Meridian von Greenwich reicht seine Verbreitung bis in die Karpathen unter 23° ö. v. Gr. und von Sizilien auf 37° 30' bis 49° nördl. Br. in den Karpathen. Der west-



Fig. 540. Die ungefähre Verbreitung von *Crocus albiflorus*. (Nach Literaturangaben B.)

lichste Standort ist Gavarnie in den Pyrenäen. Von hier ostwärts wird auch in Catalonia, Catanesia und dem Val d'Arras in Aragonien auch die spanische Seite der Pyrenäen erreicht. In Südfrankreich bis zur Rhone findet er sich in Cantal, Lozère, in der Haute-Loir, am Mont Mezenc, weiter in der Ardéche, Lanujol und Dourlises. Östlich der Rhone kommt er in den Dauphinéer Alpen, in der Nadelwaldregion des Jura und in den Seealpen, z. B. am Col de Tenda vor. In den Seealpen erreicht er jedoch nicht die Küstenregion, sondern wird dort vom *C. variegatus*

vertreten. Am Mont Cenis, wo er bis ca. 2300 m emporsteigt, ist er sehr häufig und tritt in unendlichen Farb- und Zeichnungsvarietäten auf. Von hier aus ostwärts erstreckt sich ein geschlossenes Areal über die ganzen Schweizer Alpen, z. B. Pilatus, Mürren, Zermatt usw., über die Württemberger Alpen, wo er bei Zavelstein seine Nordgrenze erreicht, über die bayerischen und österreichischen Alpenländer, weiter bis Niederösterreich und reicht bis ins Eisenburger Komitat in Westungarn nordostwärts bis in die Karpathen, wo *C. albiflorus* auf subalpinen Wiesen bei Langewald, Kalkgrund, Djunbier usw. gefunden wird. Nördlich der Schweiz reicht er auch in den Schwarzwald, ist dort aber seltener. Südwärts geht sein Verbreitungsgebiet über Südtirol, wo er ebenfalls bis auf 2300 m emporsteigt, und Kärnten, über Piemont und die Lombardei längs des Apennin und auf größeren und kleineren Bodenerhebungen durch ganz Italien über die Abruzzen bis nach Calabrien. Südöstlich geht das Areal durch das Küstenland und über Istrien längs ganz Dalmatien, Bosnien, die Herzegowina und nach Montenegro (Fig. 540).

Eingeschlossen in dieses Riesenareal ist jenes von *C. vernus s. str.* (*C. neapolitanus*), der als größere Form des ersteren, wie dies auch bei *Galanthus* u. a. beobachtet wurde, mehr den Süden bewohnt, und gewöhnlich nur in den tieferen Lagen, etwa bis 350 m vorkommt, so z. B. bei Opčina bei Triest, wo *C. albiflorus* bis 1000 m, *C. vernus* nur bis 300 m aufsteigt. Sein Gebiet reicht von der Riviera, der Provence und Dauphiné durch die Südalpen, Lombardei und Venetien, Krain und das südlichere Steiermark nach Süden über Küstenland und Istrien über den Apennin, nach Südwesten durch Kroatien, Dalmatien, Bosnien und die Herzegowina nach Montenegro. In Tirol soll *C. vernus* nach Sarnthein[1]) fehlen. Hingegen kommt er stellenweise auch in Niederösterreich vor, so im Tal der kleinen Erlauf bei Gresten und Scheibbs auf Sandstein. Da er besonders gerne, schon seit 300 Jahren, in Gärten gezogen wird, ist er vielfach verwildert, so in der Rheinprovinz, in den Niederlanden und in England, wahrscheinlich auch in Württemberg. Die Trennung der Areale von *C. albiflorus* und *C. vernus* stößt übrigens vielfach auf Schwierigkeiten, da, wie oben erwähnt, lange Zeit eine große Unstimmigkeit in nomenklatorischer Hinsicht herrschte (Fig. 541).

Crocus Heuffelianus ist der östliche Vertreter dieser Artengruppe. Sein Gebiet erstreckt sich zwischen 44° 30′ und 49° nördlicher Breite und von 16° 0′—29° 30′ östlicher Länge v. Greenwich. Sein Vorkommen in Kroatien und Slavonien, wo er bei Kreuz (Kroatien) am Točag, bei Fvečevo, Zwečevo und Zagreb vorkommen soll, ist nicht sichergestellt. Östlich davon, im Banat, in Transsylvanien, Ost- und Nordungarn wie in Siebenbürgen ist er hingegen weit verbreitet und häufig. Er reicht dann weiter bis West-Podolien, soll auch bis Balta und in Podolien bei Kamienitz vorkommen. Nordwärts reicht er von Siebenbürgen aus in die Bukowina und nach Ostgalizien. Gegen Nordwesten reicht seine Verbreitung auch ins mitteleuropäische Gebiet, wo er jedoch nur bei Troppau im ehemaligen österreichischen Schlesien, bei Weißkirchen in Mähren und verschiedentlich im Riesengebirge vorkommt. Ascherson und Graebner zweifeln das Indigenat dieser Standorte an, doch scheint mir dieser Zweifel, den auch Schube[2]) nicht teilt, nicht begründet, da ja auch *Leucoium aestivum* von Ungarn aus auf diesem Wege vorgedrungen ist. Nach Römer (118 a, S. 28) gehen diese Ausstrahlungen durch das schlesische Gesenke bis in die Sudeten und das Isergebirge und anderseits über die Kleinen Karpathen bis nach Niederösterreich. Im Osten der Karpathen kommt er nach demselben Autor in der Walachei und in der Moldau vor und wurde endlich im Süden

[1]) In Ascherson-Graebner, Synopsis, S. 445; vergl. auch Dalla Torre und v. Sarnthein, Die Farn- und Blütenpflanzen von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein, Bd. I, S. 492—493.

[2]) Schube, Die Verbreitung der Gefäßpflanzen in Schlesien, Breslau 1903, S. 89.

des Gebietes von den Sammlern Herberts auf dem 2300 m hohen Veluchi in Griechenland entdeckt (Fig. 542).

In der vertikalen Verbreitung scheinen sich *C. albiflorus* und *C. Heuffelianus* ähnlich zu verhalten, während *C. vernus* nicht so hoch steigt. *C. albiflorus* kommt im allgemeinen nicht unter 350 m Seehöhe vor. Im Allgäu bei Oberstdorf nimmt die Häufigkeit mit der Höhe ständig zu, wie Loew (95) beobachtete. Er fand ihn bei Oberstdorf selbst in 820 m s. m. wie angebaut. Loew glaubt allerdings, diese reiche Verbreitung hänge auch mit der starken Düngung der Wiesen zusammen. Im

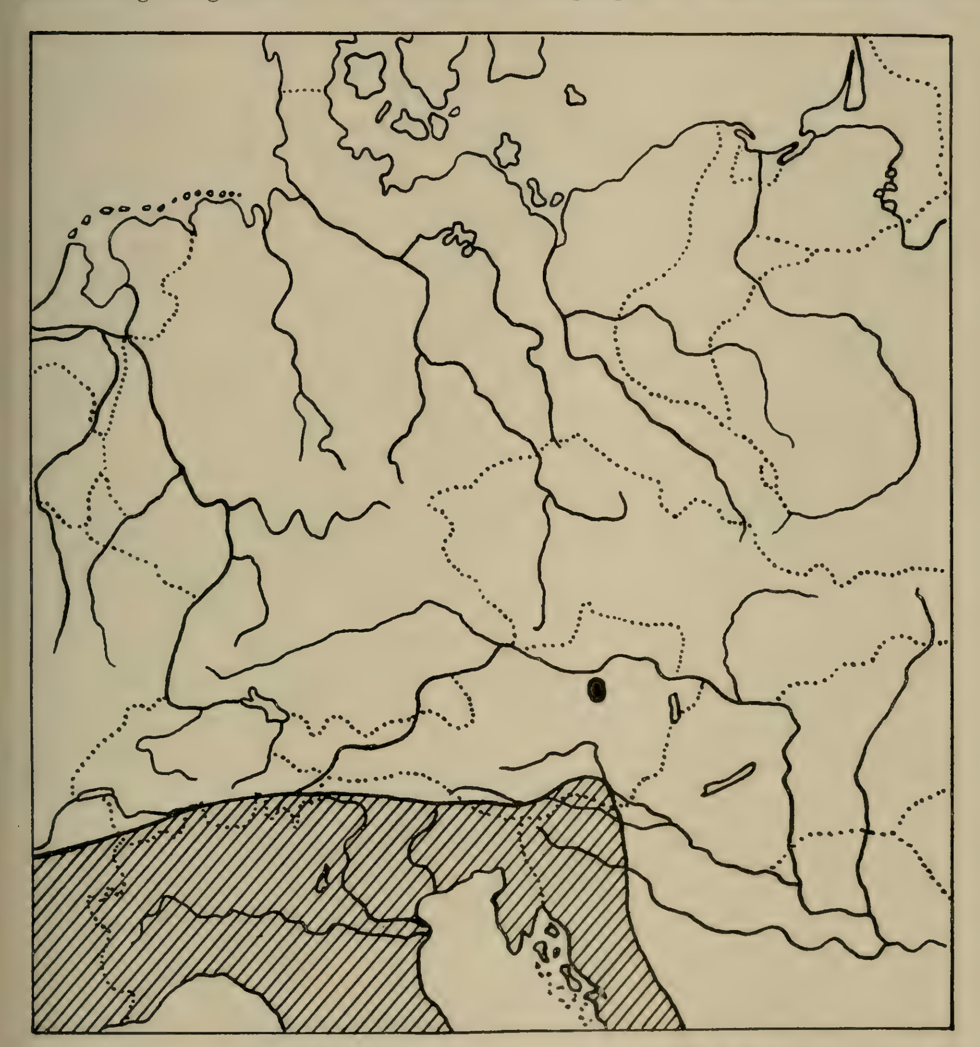


Fig. 541. Die ungefähre Verbreitung von *Crocus vernus*. (Nach Literaturangaben B.)

Heutal im Oberengadin steigt er bis 2200 und 2400 m empor und blüht in dieser Höhe erst Anfang August. Auch im Wallis steigt er bis 2300 m, in Kärnten am Wanas bis ca. 1500 m. Im Berninagebiet findet man ihn nach Rübel[1]) in einer Höhe von 1700—2600 m. Im Tessin, wo er bis 2100 m emporsteigt, trifft man ihn aber auch

[1]) Rübel, Monographie des Berninagebietes, S. 339.

in bloß 220 m Höhe. Ähnlich ist auch *C. Heuffelianus* in der montanen und subalpinen Region heimisch und steigt bis 2000 m Seehöhe. *C. vernus* hält sich im allgemeinen in tieferen Lagen, meist nicht über 350 m Höhe (Ascherson und Graebner, Synopsis S. 445). Er vertritt demnach den *C. albiflorus* in der Talregion, wie dies ja bei Opčina sehr deutlich zutage tritt. Doch ist dies durchaus nicht allgemein gültig, da einesteils auch *C. albiflorus* in die Tiefe, wie auch *C. vernus* in höhere Lagen steigen kann. Dies beobachtete ich besonders auffallend auf der Stubalpe in Steiermark (1900 m), wo ich im zeitigen Frühjahr während der Schneeschmelze

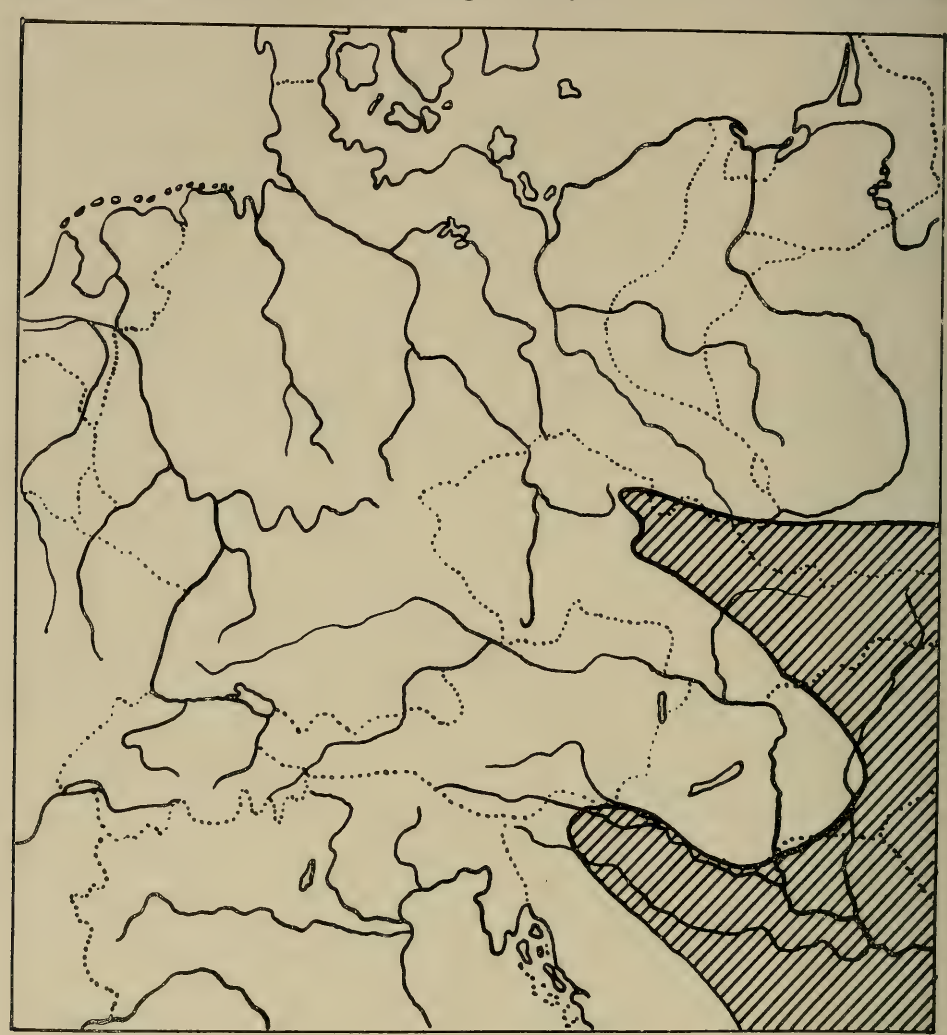


Fig. 542. Die ungefähre Verbreitung von *Crocus Heuffelianus.* (Nach Literaturangaben, B)

beide Arten fand. Hier waren sie bis zu einem gewissen Grade zeitlich getrennt. Wo der Schnee verschwand, tauchten alsbald die kleinen, meist weißen Blüten von *C. albiflorus* auf. Erst etwas später, oft jedoch noch während der Blütezeit dieser Art, zeigten sich die großen, tiefvioletten *C. vernus*-Blüten, bis in die Höhenlagen von weit über 1500 m. Es schien mir daher nicht unwahrscheinlich, daß auch Zwischenformen zwischen den beiden Arten vorkommen müßten, und tatsächlich

konnte ich auch die verschiedensten Übergangsformen in Griffellänge, Blütenform und Größe finden. Die Verhältnisse erinnerten an die groß- und kleinblütigen Formen von *Romulea bulbocodium.* Stellenweise fehlte *C. albiflorus* ganz, während *C. vernus* oft kurz nach der Schneeschmelze, und zwar in durchaus typischen, großen Exemplaren erschien. Ähnliche Verhältnisse stellte Benz (20) im anschließenden Koralpengebiet (Lavanttaler Alpen) fest. Hier kommen beide Arten in der „obersten Unterstufe" im Grenzgebiet von Fichten- und Lärchenwald auf Grasfluren in ca. 1500 m vor, und zwar oft *C. vernus* höher als *C. albiflorus* (S. 85), was ich auf der Stubalpe ebenfalls beobachten konnte. Beide Arten steigen noch weiter empor und dringen in die Legföhrenzone bei ca. 1800 m ein. Die Situation in den Lavanttaler Alpen ist etwa die, daß im Grenzgebiet des Waldes, einschließlich der Legföhrenzone, *C. vernus*, darüber nur mehr *C. albiflorus*, bis in die Hochgebirgszone vorkommt. (S. 142). Beide Arten treten aber auch in den Erlenauen der Talzone auf. Diese Tatsachen legen mir den Gedanken nahe, daß in Gebieten, wo beide Arten vorkommen, infolge der Distanz in der Blütezeit, mindestens manchmal Irrtümer in der Beurteilung der vertikalen Verbreitung von *C. vernus* untergelaufen sein dürften. Wenigstens erscheint es mir doch recht unwahrscheinlich, daß er in seinem nördlichen Grenzgebiet in den Lavanttaler Alpen und auf der Stubalpe mit ausgesprochen alpinem Klimacharakter bis in diese Höhe steigt, wie er ja auch in Bosnien bei 1800 m gefunden wurde, dagegen in viel wärmeren Gebieten nicht über 350 m steigen sollte. Eine genaue und sorgfältige Überprüfung derartiger Angaben wäre m. E. sehr nötig. (B.)

In Bezug auf den Boden, wie auch auf die Begleitpflanzen ist *C. albiflorus*, wie auch seine beiden nächsten Verwandten, sehr variabel. Schröter (134) bezeichnet ihn als einen „boden- und gesellschaftsvagen Bewohner der Waldstufe". Dies ist aber insoweit nicht ganz richtig, als er, wie wir gesehen haben, mitunter auch in die Hochgebirgsstufe vorzudringen imstande ist, wenn dies auch nur verhältnismäßig selten vorkommt. Seinen Hauptstandort bilden jedoch Wiesen und Alpenmatten, denen er oft als Charakterpflanze angehört. So schildert Loew (95) sein massenhaftes Vorkommen auf den Talwiesen von Oberstdorf im Allgäu, wo er in Gesellschaft von *Primula elatior*, an lehmigen Stellen vereinzelt auch mit *Tussilago Farfara* zusammen auftritt. Im Hochschwabgebiet in Steiermark bewohnt er die subalpinen Tal- und Gehängewiesen und tritt dort gemeinsam und gleichzeitig mit *Leucoium vernum*, *Gagea lutea*, *Gentiana verna* und *Pulmonaria officinalis* auf. (Nevole 106 a). Im Heutal bei Pontresina fand ihn Wangerin [1]) in unmittelbarer Nachbarschaft von altem Lawinenschnee an Stellen, wo dieser eben weggeschmolzen war, zusammen mit *Pulsatilla vernalis* blühend im letzten Julidrittel. Eberwein und Hayek (47) fanden ihn im Schladminger Gebiet (Steiermark) auf den Voralpenwiesen der Zentralalpen, die den „kurzhalmigen Bergwiesen" Drudes ähnlich sind, wenn auch nicht allzuhäufig. Tonangebende Charakterpflanzen dieser Formation sind dort: *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia caespitosa*, *Agrostis vulgaris*, *Festuca elatior*, *Rumex acetosa*, *Melandryum rubrum*, *Ranunculus acer*, *Arabis Halleri*, *Trifolium pratense*, *Viola polychroma*, *Primula elatior*, *Thymus chamaedrys*, *Campanula barbata*, *C. patula* und *Chrysanthemum leucanthemum*. Häufig sind daneben noch *Deschampsia flexuosa*, *Arrhenatherum elatius*, *Briza media*, *Dactylis glomerata*, *Luzula angustifolia*, *Veratrum album*, *Rumex acetosella*, *Silene nutans* und *S. latifolia*, *Alchemilla pratensis*, *Trifolium repens*, *Lotus corniculatus*, *Heracleum sphondylium* und *Arnica montana*. Favarger und Rechinger (49) fanden *C. albiflorus* häufig, wenn auch nicht tonangebend auf den Voralpenwiesen bei Aussee in Steiermark. Diese Wiesen stehen zum Teil auf einer Humusdecke, die auf den grobschotterigen Moränen aufliegt, welche das Absickern des Wassers durch ihre

[1]) Schriftl. Mitteilung.

Durchlässigkeit sehr begünstigen. Die Zusammensetzung dieser Wiesen bleibt aber gleich, ob sie nun auf Moränengrund liegen oder nicht. Stets tragen sie *Anthoxanthum odoratum, Agrostis vulgaris, Colchicum autumnale, Dianthus Carthusianorum, Lotus corniculatus, Geranium silvaticum, Anthriscus silvester, Daucus Carota, Primula elatior, Salvia verticillata, Thymus chamaedrys, Euphrasia Rostkoviana, Buphthalmum salicifolium, Chrysanthemum leucanthemum, Carduus defloratus, Leontodon autumnalis*, überdies häufig *Bromus erectus, Allium scorodoprasum, Orchis speciosa* und *O. latifolia, Gymnadenia conopea, Rumex acetosa, Arabis alpestris, Potentilla erecta, Alchemilla vulgaris, Trifolium pratense, T. montanum, T. repens* und *T. hybridum, Helianthemum obscurum, Gentiana verna, Carlina acaulis, Centaurea jacea* und *C. subjacea* und viele andere Arten. Einige dieser Arten deuten klar auf eine verhältnismäßig große Trockenheit des Bodens hin, woraus zu ersehen ist, daß auf den Alpenwiesen sehr häufig nicht nur eine „physiologische", sondern eine tatsächliche, physikalische Trockenheit die xeromorphen Anpassungen von *Crocus* rechtfertigen. Bezeichnend ist auch die Angabe Loews (95), daß *Crocus albiflorus* bei Oberstdorf trotz seines Massenauftretens niemals an das feuchte Bachufer heranreicht, wohl aber in lichte Gehölze eindringt. Sehr interessant und besonders charakteristisch für die Anpassungsfähigkeit von *Crocus* ist sein Vorkommen in der weiteren Umgebung von Villach in Kärnten (vergl. Scharfetter 128). Hier tritt er sowohl auf mesophilen Bergwiesen (subalpinen Wiesen) auf, die ziemlich trocken sind, als auch im Urgebirge auf Voralpenwiesen, die durch den Tongehalt der unter der Humusdecke liegenden Schiefer einen hohen Feuchtigkeitsgrad aufweisen. Leider fehlen hier genauere Angaben, bis zu welchem Feuchtigkeitsgrad noch *Crocus* zu finden ist. Die Zusammensetzung der auf Kalk liegenden mesophilen Bergwiesen, die *C. albiflorus* beherbergen, ist hier in vieler Hinsicht von denen Obersteiermarks verschieden, namentlich durch Einwanderung von Schlagwaldpflanzen.

Die auf tonreicher Schieferunterlage stehenden *Crocus*-Wiesen sind viel feuchter und geben dies in einer entsprechenden veränderten Artzusammensetzung zu erkennen.

Auf der Görlitzen in Kärnten in 1540 m s. m fand Scharfetter [1]) am 31. Mai *Crocus albiflorus* auf einer 5—10° geneigten, *Nardus*-reichen Zwergstrauchheide auf Phyllit in südwest exponierter Lage. Begleiter waren hier *Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus, V. vitis idaea, V. uliginosum, Anthoxanthum odoratum, Nardus stricta, Carex sempervirens, Luzula nemorosa, L. multiflora, L. pilosa, Potentilla aurea, Geum montanum, Polygala chamaebuxus, Gentiana Kochiana, Homogyne alpina, Arnica montana* und *Cirsium acaule.* Diese Zusammensetzung weist auf starke Trockenheit des Geländes hin, doch tritt *C. albiflorus* hier speziell an Schneewasserabläufen, also auf typisch feuchtem, aber kaltem Boden auf.

Für die Lavanttaler Alpen gilt nach Benz (20) ziemlich das gleiche. Auch hier treten sofort nach der Schneeschmelze die Blüten von *C. albiflorus* auf den mesophilen Wiesen in Erscheinung, hiezu kommt jedoch vielfach, so im Lavanttal, südlich von Wolfsberg, auf der Ostseite der Koralpe und in der Umgebung von Stainz noch *C. vernus*, der besonders in den Gebirgsgräben an den Bächen, also an feuchteren Standorten auftritt. Diese mesophilen Wiesen sind in ihrer Zusamensetzung den oben beschriebenen sehr ähnlich, besonders reich aber von Moosen durchsetzt. *C. vernus* wird von den Bächen auch vielfach in die Täler herabgebracht, gemeinsam mit anderen Arten der höhergelegenen Grasfluren. Im Voralpenland der Lavanttaler Alpen treten *C. albiflorus* und *C. vernus* jedoch auf Wiesen auf, die hauptsächlich durch *Nardus stricta, Deschampsia caespitosa* und *Anthoxanthum*

[1]) Nach brieflicher Mitteilung 1930.

odoratum als sehr trocken charakterisiert sind. Hier tritt auffallenderweise *C. vernus* in den höheren, *C. albiflorus* in den tieferen Lagen auf. Als charakteristische Begleiter wären hier noch *Lilium bulbiferum*, verschiedene Orchideen, *Thalictrum aquilegifolium* (auf Kalk) und verschiedene, schon auf den mesophilen Wiesen auftretende Arten zu nennen. Feuchtem oder sumpfigem Wiesengrund fehlen die beiden *Crocus*-Arten in diesem Gebiet. Weiters tritt im nördlichsten Teil der Seetaler-Alpen sowohl *C. albiflorus* als *C. vernus* auch in den xerophilen Borstgrasmatten der Hochgebirgsregion auf. Dieses Nardetum wird auch von Flechten, namentlich *Cladonia rangiferina*, und *Cetraria islandica* durchsetzt, und wird auch von Ericaceen (*Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtyllus* und *V. uliginosum*) bewohnt und dadurch deutlich charakterisiert. Ebenso treffen wir in der Hochgebirgsstufe der Lavanttaler Alpen beide Arten auf den in diesem Gebiet wenig verbreiteten Milchkrautweiden.

Von den Wiesenformationen aus tritt *C. albiflorus* wie auch *C. vernus* häufig in den Bereich lichter Gehölze. Loew (95) berichtet z. B., daß *C. albiflorus* bei Oberstdorf auch lichte Waldbestände bewohnt und dort von *Ranunculus Ficaria* begleitet ist. Besonders häufig findet man ihn, und innerhalb des Areals von *C. vernus* auch diesen, in Auwäldern. Im Lavanttale beobachtete Benz (l. c.) die beiden Arten in Erlenauen südlich von Wolfsberg. Diese werden besonders von *Alnus incana* und *A. rotundifolia* gebildet, daneben finden sich aber auch *Salix alba*, *S. triandra*, *S. fragilis*, *S. purpurea* und andere Weiden, *Populus tremula* und *P. nigra*, *Ulmus scabra*, *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus padus* und besonders *Rhamnus frangula*, weiters *Berberis vulgaris* und Lianen, wie *Humulus lupulus* und *Clematis vitalba*. Dennoch sind diese Auwälder licht, es fehlt ihnen der sonst für Auen charakteristische dichte Zusammenschluß der einzelnen Bäume und des Zwischenwuchses in der Regel, weil sie häufig als Viehweide benützt werden. In ihrem Unterwuchs finden wir auch Farne, besonders *Athyrium filix femina* und *Pteridium aquilinum*, ferner, außer vielen weniger häufigen Arten, *Aira caespitosa*, *Carex brizoides*, *Juncus effusus*, *Leucoium vernum*, *Caltha palustris*, *Anemone ranunculoides*, *Rubus caesius*, *Aruncus silvester*, *Viola Riviniana*, *Lycopus europaeus*, *Mentha longifolia*, *Bidens cernuus* und *B. tripartitus*, *Tussilago farfara*, *Arctium Lappa* und *Carduus acanthoides*. Die Zusammensetzung aus sehr heterogenen Typen zeigt schon, daß ein großer Teil der Unterwuchsarten von höheren Gebieten abgeschwemmt ist. Auch die *Crocus*-Arten dürften auf diese Art in die Auwälder gelangen. Auch Scharfetter (l. c.) berichtet über das Auftreten von *C. albiflorus* in den Erlenauen des Gailtales bei Villach. Diese Gailauen werden besonders von *Alnus incana* gebildet, beherbergen aber auch Nadelhölzer, besonders *Picea excelsa* und *Pinus silvestris*. Sie sind dichter und schattiger als die des Lavanttales, wegen der verhältnismäßig späten Belaubung der Erlen jedoch mit einer reichen Frühlingsflora besiedelt. Das Strauchwerk ist reicher entwickelt, der Unterwuchs jedoch zeigt im allgemeinen ähnliche Zusammensetzung, wie sie oben beschrieben wurde.

Bemerkenswerter ist jedoch das von Benz (l. c.) geschilderte Eindringen von *C. albiflorus* und besonders *C. vernus* in den Lärchen—Fichtenmischwald der obersten Unterstufe (über 1500 m) der Lavanttaler Alpen, wie ich es ähnlich auch im Stubalpengebiet feststellen konnte. Als weitere, charakteristische Arten dieses Unterwuchses wären insbesondere *Poa Chaixi*, *Nardus stricta*, *Luzula silvatica*, *Potentilla aurea*, *Peucedanum ostruthium*, *Pulmonaria stiriaca*, *Melampyrum silvaticum*, *Phyteuma orbiculare*, *Homogyne alpina*, *Senecio subalpinus* und andere zu nennen.

Endlich berichtet Loew (95) aus dem Oytal, daß dort *C. albiflorus* in 1100 m Höhe auf Grasmatten zwischen nacktem Kalkfels mit *Corydalis cava* und *Leucoium vernum* zusammen auftritt.

Ganz analog scheint sich auch *C. Heuffelianus* zu verhalten, obwohl über diesen nur sehr spärliche Angaben in der Literatur zu finden sind. Er scheint jedoch

häufiger in Gehölzen zu finden zu sein als die beiden ersten Arten. Nach Maw (99) steigt er auf alpinen Weiden bis ca. 2000 m empor. Grasige Plätze bewohnt er auch in Ungarn und Transsylvanien, so z. B. bei Skokarak und bei Kapellenberg bis in ca. 700 m Höhe. Ebenso sind subalpine Wiesen im südlichen Banat sein Standort, während man ihn im Nord-Banat in Dickichten, feuchten Wäldern und auf bewaldeten Bergen antrifft. Genauere Angaben über sein Vorkommen in Siebenbürgen verdanken wir Römer (118 a). In den Burzenländer Bergen tritt er auf feuchten Hochwiesen in 900 — 1800 m Seehöhe massenhaft noch während der Schneeschmelze auf. Nur wenige Pflanzen blühen mit ihm zugleich auf denselben Standorten. So findet man auf höher gelegenen Abhängen mit ihm zugleich besonders großblütige Schneeglöckchen und *Scilla nivalis* Boiss. Dies ist beispielsweise am Schuler, auf den 1600—1800 m hoch gelegenen Rujowiesen der Fall. Auf den niedriger gelegenen Bergwiesen, den Pojânen, ist er der einzige Vorfrühlingsblüher. Weiters tritt er aber in diesem Gebiete auch häufig unter Gebüschen von *Corylus avellana*, wie auch in lichten Beständen von *Fagus silvatica* und *Carpinus betulus* auf, häufig noch die Schneedecke durchbrechend oder einzelne Fallaubblätter glatt durchbohrend. In Kultur bevorzugt er Ostexposition und verlangt sandig-lehmigen Boden.

Aufbau des Kauloms. Alle drei hier besprochenen *Crocus*-Arten gehören der ersten Untergattung an, deren Sproßaufbau durch das Vorhandensein je eines basalen und eines unter dem Fruchtknoten sitzenden Scheidenblattes zum Schutze der Blütenknospe gekennzeichnet ist. Aus den Achseln der Laubblätter entspringen hier keine Blütentriebe, diese stehen vielmehr lediglich im Zentrum der Laubblattsphäre. Daraus ist die geringe Blütenzahl — eine bis zwei — zu erklären. Es besteht demnach ein wesentlicher Unterschied in der Sproßfolge der beiden Untergattungen.

Bei den drei besprochenen Arten steht der blütentragende Sproß etwas exzentrisch auf der vorjährigen Knolle (der Mutterknolle), die von zart-netzigen, braunen Hüllen umschlossen wird. Es sind dies die unteren Teile der Scheiden, in denen sich gewisse Elemente nach dem Verblühen stark verdickten und nach dem Abfallen der oberen Partien durch die Gefäßbündelenden eine Ausfaserung am oberen Rand erhielten. Ähnlich wie bei *Romulea*, nur weniger deutlich, ist eine Verschiedenheit im Bau der einzelnen Hüllen bemerkbar, die bei *C. Heuffelianus* von denen von *C. albiflorus* und *C. vernus* etwas abweichen. Man erkennt eine basale Hülle, die bei allen drei Arten ähnlich aus unverzweigten radial verlaufenden Fasern besteht, und das unterste Drittel oder die Hälfte bei *C. vernus* s. l., bei *C. Heuffelianus* nur den Boden bedeckt, bei letzterem auch zarter ist als bei den erstgenannten Arten (Fig. 544 A). An diese schließt sich die Haupthülle an und endlich finden wir den obersten Teil der Knolle von einem dritten Typus gekrönt. Bei *C. vernus* und *C. albiflorus* ist die Haupthülle ein aus langgestreckten, großen Maschen gebildetes, zartes Netzwerk, welches oben in mehreren, breiteren Zipfeln endet, am unteren Rande aber in ziemlich lange, unverzweigte Fasern ausläuft (Fig. 743 B). Die obere Hülle hingegen ist ziemlich derb aus dicken Strängen, die nur am oberen Rande anastomosieren, gebildet und läuft in zahlreiche kräftige Spitzchen aus. Zwischen den starken Strängen verlaufen noch zarte Bündel in einer häutigen Membran, die ziemlich lange erhalten bleibt (Fig. 543 C). Das Netzwerk der Haupthüllen von *C. Heuffelianus* ist viel dichter, seine Maschen sind viel kleiner als bei voriger, sehr zart und in ein ganzes Büschel kurz gespitzter Fasern ausgezogen. Auch am unteren Rand sind die Fasern viel kürzer (Fig. 544 B). Die obere Hülle ist bei ihm ebenfalls häutig zusammenhängend, verhältnismäßig wenig netzig und wird nur von wenig dickeren Fasern durchzogen. Die meisten Stränge sind hier zart (Fig. 545 C).

Etwas oberhalb der Insertionslinien der Hüllen entwickeln sich häufig Nebentriebe, die an der beiderseits mehr oder minder abgeplatteten und vertieften Knolle

von *C. vernus* und *albiflorus* fast immer Saftwurzeln austreiben, während *C. Heuffelianus* aus seiner kleinen, fast kugelförmigen Knolle ausläuferartige Triebe entwickelt (Fig. 545).

Der blühende Sproß sitzt, oft neben dem Rest des vorjährigen terminalen Blütenstieles, etwas exzentrisch auf der Mutterknolle. Zwischen ihm und dieser befindet sich eine kurze und lockere braune Hülle, die am Grunde des etwas ver-

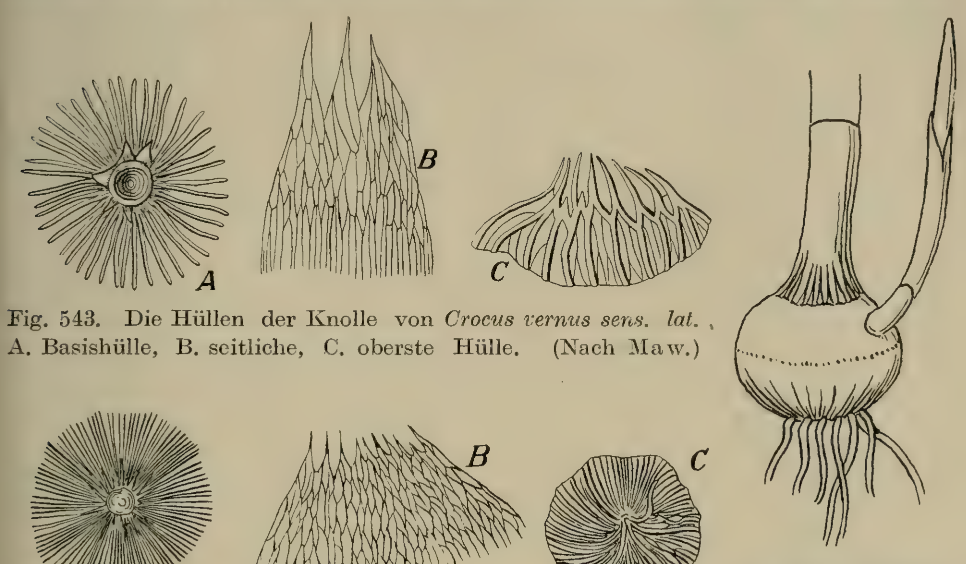


Fig. 543. Die Hüllen der Knolle von *Crocus vernus sens. lat.*, A. Basishülle, B. seitliche, C. oberste Hülle. (Nach Maw.)

Fig. 544. Die Knollenhüllen von *Crocus Heuffelianus*, A. Basis-, B. seitliche, C. oberste Hülle. (Nach Maw.)

Fig. 545. Ausläuferartiger Seitentrieb von *Crocus Heuffelianus*. (Nach Maw.)

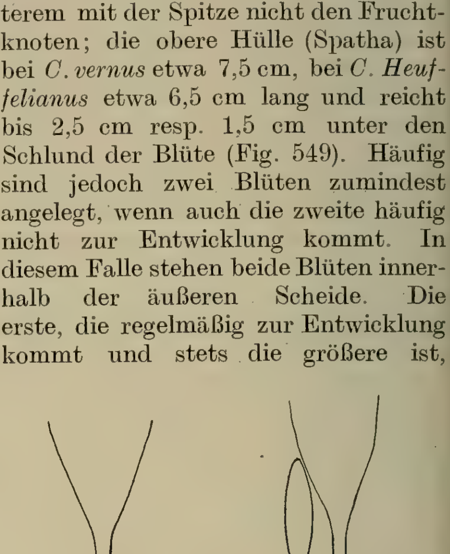
dickten Sprosses inseriert ist. Dann folgt eine Reihe von weißen, leicht gestreiften Scheiden, deren Länge von außen nach innen von ca. 1 cm auf oft 10 cm zunimmt. Bei allen drei Arten sind sie jedoch beträchtlich kürzer als die Blütenscheide. Ihre Zahl schwankt von 3—5(—6), gewöhnlich sind es aber 4. Die äußersten sind meist zur Blütezeit schon mehr oder weniger verrottet. Durch den Druck des heranwachsenden Sprosses sind die beiden innersten Scheiden gewöhnlich auf eine längere Strecke von der Spitze abwärts aufgerissen. Die Zahl der Laubblätter, die nach einem etwas längeren Internodium auf die Scheiden folgen, ist ebenfalls variabel und schwankt von 2—5. Bei *C. albiflorus* und *C. vernus* erscheinen sie etwa gleichzeitig mit der Blüte und sind zur Blütezeit gleich lang wie diese (Fig. 546

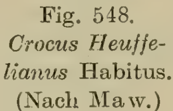


Fig. 546. *Crocus albiflorus* im Hochlantschgebiet in Steiermark. (Originalaufnahme B.)

und Fig. 547), bei *C. Heuffelianus* aber blicken sie zur Blütezeit eben nur aus den Scheiden hervor (Fig. 548).

In der Achsel des obersten Laubblattes sitzt die Verjüngungsknospe, die die Gestalt eines in der Höhenlinie halbierten, mit der flachen Seite dem Blütenstand zugewendeten Kegels besitzt. Terminal steht der Blütenstiel, der von einer sehr zarten, weißen, zugespitzten Scheide umhüllt ist. Wird nur eine Blüte ausgebildet, so befindet sich in dieser Scheide eingeschlossen nur ein ziemlich langer Blütenstiel, der dicht unter dem Fruchtknoten eine zweite, schief aufgeschlitzte Scheide trägt. Die untere Scheide ist bei *C. vernus* ca. 5 cm, bei *C. Heuffelianus* nur etwa 3,5—4 cm lang und erreicht bei letzterem mit der Spitze nicht den Fruchtknoten; die obere Hülle (Spatha) ist bei *C. vernus* etwa 7,5 cm, bei *C. Heuffelianus* etwa 6,5 cm lang und reicht bis 2,5 cm resp. 1,5 cm unter den Schlund der Blüte (Fig. 549). Häufig sind jedoch zwei Blüten zumindest angelegt, wenn auch die zweite häufig nicht zur Entwicklung kommt. In diesem Falle stehen beide Blüten innerhalb der äußeren Scheide. Die erste, die regelmäßig zur Entwicklung kommt und stets die größere ist,





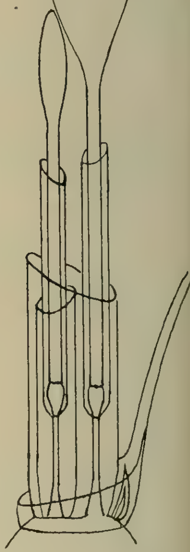


Fig. 547. *Crocus albiflorus*, Habitus. (Original K.)

Fig. 548. *Crocus Heuffelianus* Habitus. (Nach Maw.)

Fig. 549. Blütenstandsschema eines einblütigen *Crocus vernus*. (Original B.)

Fig. 550. Blütenstandsschema eines zweiblütigen *Crocus vernus*. Erklärung im Text. (Original B.)

steht wie bei einem einblütigen Exemplar auf einem mehrere Zentimeter langen Stiel und besitzt nur mehr unterhalb des Fruchtknotens die normale Spatha. Es ist dies die eigentliche terminale Sproßverlängerung, also die Endblüte. Neben diesem Blütenstiel steht innerhalb der Hülle ein Seitensproß mit der zweiten Blüte. Auch dieser besitzt zwei Hüllen, von denen eine an der Basis des Blütenstieles sitzt und diesen umschließt, die andere dicht unterhalb des Fruchtknotens inseriert ist. Dieser zweite Blütenstiel ist demnach ein Axillartrieb der Außenscheide der Terminalblüte. Die Terminalblüte ist derart gestellt, daß je ein Fruchtknotenfach, d. h. ein äußerer Perigonabschnitt zu beiden Seiten der Verjüngungsknospe steht. Die Symmetrale der zweiten Blüte steht hingegen senkrecht zu der der ersten, so daß K. Schumann (136) den Blütenstand als Wickel oder Schraubel anspricht (Fig. 550).

Die **Laubblätter** sind bei allen drei Arten ziemlich gleichartig gebaut und entsprechen dem allgemeinen *Crocus*-Typus. Sie sind vollkommen glatt und unbehaart, dunkelgrün. Der kantige Kiel nimmt etwa ein Fünftel der gesamten Blattbreite, gerechnet mit aufgerollten Blatträndern, ein. Der Grad der Einrollung der Ränder variiert mit der wechselnden Luft- und Bodenfeuchtigkeit, ist aber zur Blütezeit noch besonders stark. Erst beim weiteren Wachstum breitet sich das Blatt stärker aus. Gegen die Fruchtreife und das mit ihr verbundene Abwelken der Blätter scheint auch die Fähigkeit des Einrollens verloren zu gehen, da in diesem Stadium die Blattränder stets weit ausgebreitet sind. Die zur Blütezeit bei *C. vernus* und *C. albiflorus* schon blütenlangen, bei *C. Heuffelianus* eben erst aus den Scheiden tretenden Blätter verlängern sich später bei den ersteren Arten auf etwa 30—35 cm bei einer Breite von über 8 mm, bei *C. Heuffelianus* gibt Maw als größte beobachtete Länge 37,5 cm, bei 1 cm Breite an.

Blüte. Alle drei genannten Arten blühen bereits zeitig im Frühjahr, unmittelbar nach der Schneeschmelze. Im Gebiet der Stubalpe (Steiermark) fand ich oft sowohl *C. albiflorus* als auch — nur wenig später — *C. vernus* auf ganz kleinen, schneefreien Flecken inmitten ausgedehnter Schneefelder. Ähnliches berichtet Römer von *C. Heuffelianus* aus Siebenbürgen.

Eine noch sehr ungeklärte Frage ist die Verteilung der Blütenfarbe und deren Ursache, da namentlich bei *C. albiflorus* eine überaus große Variabilität in Farbe und Zeichnung besteht, die wohl auch der Hauptgrund der nomenklatorischen Unklarheiten war. *C. albiflorus* kommt in überwiegender Mehrheit in weißen Exemplaren vor, wobei jedoch wieder reinweiße selten, weit häufiger verschiedentlich violett gezeichnete Individuen auftreten. Mit diesen, durch violette weiß gezeichnete Exemplare verbunden, kommen schließlich auch rein violett blühende vor.

Über die Verhältniszahlen liegen zahlreiche Beobachtungen vor, ohne jedoch die Frage zu klären. Knoll[1]) fand bei der unteren Tschuppenhütte bei Arosa in ca. 1500 m Seehöhe auf einer Fettwiese, dem Lieblingsstandort von *Crocus* neben feuchten Stellen, drei Streifen von je etwa 50 qm Fläche mit *Crocus* bewachsen. Auf diesen standen: 1. 1300 weiße und 250 violette, 2. 1400 weiße und 82 violette und 3. 960 weiße und 140 violette Exemplare. Die violette Farbe trat also mit 20 %, 6 % und 15 % Häufigkeit auf, wobei auf die violette Zeichnung vorwiegend weißer Individuen offenbar keine Rücksicht genommen wurde. Rikli[1]) beobachtete bei Clavadel bei Davos auf 7000 weiße Exemplare nur 398 violette fallend, also nur 5.4 %. Er fand, daß zuerst fast nur weiße erscheinen, und erst später die violette Form an Zahl erheblich zunahm; ähnliche zeitliche Differenzen konnte ich auch auf der Stubalpe (Steiermark) an den Hängen gegen Salla beobachten. Die violett blühenden Exemplare traten hier zum Teil erst später auf, als der im Gebiet gleichfalls häufige *C. vernus*. Rikli berichtet ferner, daß an einem Südhang die Zahl der violetten Exemplare von unten nach oben erheblich zunahm, also mit der Färbung eine

[1]) In Schröter 134.

ökologische Differenz verbunden zu sein scheint, deren Natur jedoch noch nicht geklärt ist. Auch Magnin (96) fand eine außerordentlich variable Verhältniszahl. Auf neun Standorten zwischen Chasseron und Le Souchet beobachtete er fünfmal nur 1—2 % violette, je zweimal 10—20 % und sogar 50 % violette Exemplare. Besonders die letztere Zahl überrascht. Sie läßt sich jedoch aus der Beobachtung Loews (95) erklären, der feststellte, daß mitunter größere, scharf begrenzte Komplexe der violetten Form auftreten, die nach seiner Ansicht durch rein vegetative Vermehrung entstanden sein dürften. Einen derartigen Standort fand er z. B. auf einer Wiese des Krappberges bei Oberstdorf im Allgäu, wo auf einer 14 Schritt langen und 10 Schritte breiten Fläche, schätzungsweise 3500 violett blühende Exemplare und zahlreiche Erstarkungszustände wuchsen. Sonst sind unter die zahlreicheren weißen Individuen vereinzelte violettblühende regellos eingestreut, was offenbar bei Samenvermehrung stets eintreten muß. In manchen Fällen scheint die violette Form auch nahezu ganz zu fehlen; so beobachtete ich im Gebiet des Hochlantsch in Steiermark unter Tausenden von weißen, manchmal violett gezeichneten Individuen nur ganz selten einmal ein violettes Exemplar. Auffallend ist auch eine Beobachtung Meylans (103), daß die Verhältniszahl an ein und demselben Standort mit den Jahren wechselt. Er fand nämlich bei St. Croix im Waadtländer Jura für gewöhnlich bis zu 50 % der violetten Form, 1906 jedoch nur 41 %. Derselbe Autor berichtet, daß die violette Form mehr auf Weiden, die weiße hingegen auf Mähwiesen vorkomme, doch wird die Richtigkeit dieser Angaben von Schröter (134) angezweifelt.

C. vernus tritt vorzugsweise in einer tief dunkelvioletten Form auf, doch kommen, wenn auch seltener, auch weiße, violett gezeichnete oder rein weiße Individuen vor. *C. Heuffelianus* tritt ebenfalls in verschiedenen Farbvarietäten auf, was Schur[1]) zur Aufstellung der var. *versicolor, concolor, niveus* und *pictus* veranlaßte. Der Typus hat einen dunkelvioletten Schlund und meist hellviolette, an der Spitze durch einen dunkelvioletten, fast halbmondförmigen Bogenfleck gezierte Perigonzipfel; häufig sind auch die ganzen Perigonzipfel dunkelviolett. Daneben gibt es violett gestreifte Exemplare, sehr selten auch hellblaue und, häufiger, eine schneeweiße Abart. Diese weiße Form weicht aber auch dadurch von der Hauptart ab, daß sie viel zarter ist und schmälere Blätter hat. *C. Heuffelianus* verhält sich demnach mehr wie *C. vernus*, wobei die kleinere, weißblühende Form in einem ähnlichen Verhältnis zur Hauptart zu stehen scheint, wie *C. albiflorus* zu *C. vernus*. (Römer 118 a.)

Da die Knolle von *C. albiflorus*, aus der sich der Blütentrieb entwickelt, 5—10 cm tief im Boden steckt, die Blüte aber regelmäßig etwa 5 cm über diesen hervorragt, ist eine Regulierung der Gesamtlänge der Pflanze notwendig. Diese Höhe wird hauptsächlich durch die Länge des die Blüte tragenden Achsenendes oberhalb des unteren der beiden Hochblätter innegehalten. Meist ist dieses Achsenglied, der eigentliche Blütenstiel, 1,5—2 cm lang, doch kann es auch bis zu 5 cm Länge erreichen. Aber auch die Länge der Perigonröhre ist wechselnd und hängt mit der Tiefenlage der Knolle zusammen. Kerner[2]) stellte diesbezüglich an *C. vernus* im Garten Versuche an und fand, daß infolge Erdbedeckung sich die Perigonröhre bis zu etwa 14 cm über das gewöhnliche Maß verlängerte. Auch der Griffel nahm in diesen Blüten keine andere Stellung ein als sonst, somit kann auch die Verlängerung des Griffels von der Erdbedeckung abhängen, hält aber doch anfänglich gleichen Schritt mit der Verlängerung des Perigons während der Anthese.

Die Blütenhülle ist bei *C. albiflorus*, wie bereits oben erwähnt, weiß, heller oder dunkler violett, oder aus beiden Farben streifenweise zusammengesetzt. Bisweilen

[1]) Schur, Enumeratio plantarum Transsilvaniae, S. 652.
[2]) Manuskript.

sind äußere und innere Perigonabschnitte ganz weiß, häufig zeigen aber die inneren auf ihrer Außen- und Innenseite einen schmalen, violetten Mittelstreif, oder nur am Grunde einen auf die Perigonröhre sich fortsetzenden violetten Streifen. Einen ebensolchen haben oft auch die äußeren Perigonabschnitte an ihrem Grunde und auf der Röhre und auch der Fruchtknoten zeigt an seiner Außenseite sechs zarte violette Längsstriche, die aber natürlich keine ökologische Bedeutung haben können, da sie an dem im Boden steckenden und von Scheiden- und Laubblättern umschlossenen Fruchtknoten unsichtbar sind. Die violetten Streifen an der Spitze der Perigonröhre, die von Loew (95) als durchscheinende Saftmale gedeutet werden, was Kirchner (Manuskript) für unmöglich hält, sind bisweilen so breit, daß sie seitlich fast oder sogar ganz miteinander verfließen. Bei der hellviolett blühenden Form fand Kirchner (Manuskript) die äußeren Perigonabschnitte auf der Innenseite hellviolett mit weißem Rand, auf der Außenseite sehr hell violett, am Grunde lebhaft violett; die inneren Perigonabschnitte beiderseits hellviolett, oft in verschiedener Weise mit Weiß gemischt, die Perigonröhre lebhaft violett, gegen unten zu violett und weiß gestreift.

Die äußeren Perigonabschnitte sind, da das Öffnen und Schließen der Blüte auf einer Wachstumsbewegung beruht, je nach dem Alter der Blüte 24—40 mm lang und 6—9 mm breit, die inneren 20—30 mm lang und 5—7 mm breit. Alle sind ziemlich schmal, von länglich- bis eiförmig-lanzettlicher Gestalt und etwa 4—5 mal so lang als breit. Am Grunde sind sie innen mit kurzen Haaren besetzt.

In der Knospe (Fig. 551) sind die Antheren noch geschlossen und wenden ihre Staubbeutel nach außen. Die Narben sind noch zusammengefaltet und bilden drei Radien; die Zipfel derselben bilden noch keine krausen Lamellen. Die Staubgefäße liegen mit dem Rücken der Narbe an, und je ein Radius der dreistrahligen Narbe lagert sich zwischen je zwei Antheren ein. Gleichzeitig mit dem erstmaligen Aufgehen der Blüte, oder doch unmittelbar danach, öffnen sich auch die Antheren. Sie springen, alle zu gleicher Zeit, mit zwei Längsrissen an der äußeren Seite der ganzen Länge nach auf und umgeben dicht die zwischen ihnen stehende Narbe. Diese scheint im Zeitpunkte ihrer Empfängnisfähigkeit in verschiedenen Gegenden, vielleicht auch unter verschiedenen äußeren Einflüssen, Unterschiede aufzuweisen, so daß die Blüten bald als protandrisch, bald als homogam geschildert werden. Nachdem die Antheren aufgesprungen sind, schrumpfen sie (nach Kerner, Manuskript) etwas und werden auch durch Zurückrollen der zwei Lamellen der beiden Pollenbehälter schmäler. Während — bei protandrischen Blüten — die Narbe bis dahin noch von den zusammenschließenden Antheren verdeckt war, und nicht gesehen, aber auch von den zwischen Perianth und Staubblättern zu den Nektarlöchern in die Blüte eindringenden Insekten nicht berührt werden kann, wird sie nun sichtbar und entfaltet sich, indem sich die drei Radien in drei am Rande kraus

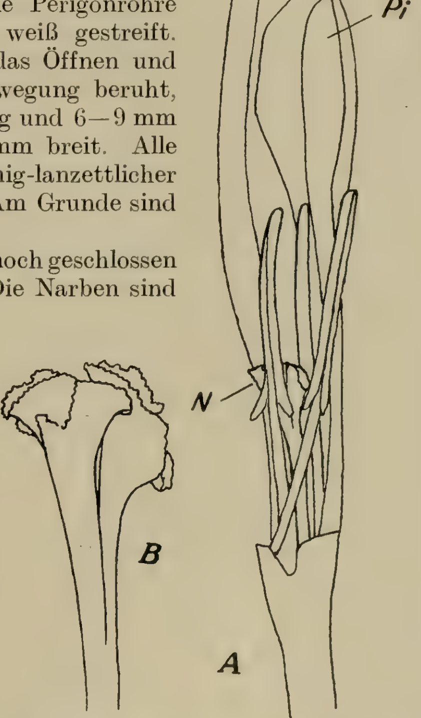


Fig. 551. *Crocus albiflorus.* Knospe mit abpräparierten Perigonabschnitten. Nur ein innerer (Pi) und ein äußerer (Pa) Perigonabschnitt stehen gelassen. N. die noch zusammengefaltete Narbe. B. die Narbe allein. (Original K.)

ausgezackte Trichter auflösen. An anderer Stelle schildert Kerner (**95**) die Blüten als homogam, aber im Anfang des Blühens herkogam. Auch Axell beobachtete sie aber in den südlichen Alpen, als ausgeprägt protandrisch, ebenso H. Müller (**145**) und auch Loew (95) bestätigt, auf Grund eingehender Beobachtungen bei Oberstdorf im Allgäu, die Protandrie. Stäger fand die Blüten im Unterwallis in ca. 1900 m Seehöhe am 15. Juli 1909 nach vorausgegangenem, sehr rauhem Schneewetter ausgesprochen homogam, und Kirchner berichtet in seinen Manuskripten, daß er sie in Oberbayern ebenfalls homogam gefunden habe und zwar bei günstiger Witterung.

In frisch geöffneten Blüten sind die Antheren 9—12 mm lang und stehen mit pfeilförmigem Grunde auf den kahlen, 7—10 mm langen Filamenten. Der Narbe wenden sie dabei ihre pollenlosen Innenseiten zu. Diese kann in verschiedener Höhe zwischen den Antheren stehen, überragt sie aber bei *C. albiflorus* niemals, im Gegensatz zu *C. vernus*. In diesem Blütenzustand kommen besuchende Insekten nur mit den geöffneten Antherenseiten, nicht aber mit der Narbe in Berührung. Kerner[1]) glaubte eine Art primitiver Heterostylie feststellen zu können, indem er langgriffelige, mittelgriffelige und kurzgriffelige Blüten unterschied, d. h. bei Beginn der Anthese stellte er folgende Stellungen der Narben zu den Antheren fest: 1. über der Mittelhöhe der Antheren (langgriffelige), 2. unter der Mittelhöhe der Antheren (mittelgriffelige) und 3. unter der Basis der Antheren (kurzgriffelige). Bei den langgriffeligen stand nach seinen Messungen die Narbe 8—8,5 mm zu Beginn, 5—5,5 mm am Schluß der Anthese über der Antherenbasis; bei mittelgriffeligen im Beginn der Anthese 4—4,5 mm, am Schlusse 0—1,5 mm höher als die Antherenbasis, bei den kurzgriffeligen endlich zu Beginn 0,5—1 mm über, zum Schlusse 3—3,5 mm unterhalb der Antherenbasis. Er berechnet daraus die Verlängerung der Perigonröhre im Verlaufe der Anthese um 2,5—4,0 mm stärker als die des Griffels, und betont dabei, daß sich wohl auch der Griffel verlängern dürfte, jedoch, da die Verlängerung der Röhre stärker als die des Griffels ist, durch die Röhre gewissermaßen durchgezogen wird, wobei die Narben zwischen den Antheren herabgezogen werden müssen. Durch diese Verschiebungen in der gegenseitigen Lage der Organe sind die großen Differenzen in den Messungsresultaten zu erklären. An Hand zahlreicher Messungen an seinen drei Blütentypen fand Kerner schließlich alle Übergänge von solchen Blüten, bei denen die Narbe 3,5 mm tiefer als die Antherenbasis stand, bis zu solchen, bei denen sie die Antherenbasis um 8,5 mm überragt, in kontinuierlicher Folge, also in einer Differenz von 12 mm, so daß er selbst zugibt, daß eine scharfe Grenze zwischen kurz-, mittel- und langgriffeliger Form nicht zu ziehen ist. Loew (95) hält die Kerner'schen Typen nach seinen Beobachtungen überhaupt nur für augenblickliche Entwicklungsstufen, die eben durch die ungleich starke Niveauveränderung der einzelnen Organe bedingt sind, und mit Heterostylie nichts zu tun haben. Bei solchen Blüten, bei denen die Narben schon zu Beginn der Anthese viel tiefer standen als die Antheren, also bei Kerners „kurzgriffeligen" Blüten werde diese Lage durch ein stärkeres Längenwachstum der Perigonröhre, durch welches die Filamente schon anfangs viel höher als gewöhnlich hinaufgeschoben werden, veranlaßt. Kerner wieder, der ein Schwanken der Länge der Filamente zwischen 7,5 und 10,0 mm, also um 2,5 mm feststellt, was er als möglichen Längenzuwachs ansieht, ferner in der Länge der äußeren Perigonzipfel eine Schwankung von 23—38 mm, also um 15 mm, fand, glaubt eben aus diesen Messungen entnehmen zu können, daß sie nicht das Resultat von Wachstumsverschiebungen allein sein können. Um diese Frage endgültig klären zu können, wäre es jedoch m. E. notwendig, an verschiedenen, weit von einander entfernten Standorten Messungen der Längenzunahme der Perigonröhre während der Anthese

[1]) Manuskript.

anzustellen, da die Länge der Perigonzipfel ja nach Pfeffers Untersuchungen aus einer oberhalb der Staubblattinsertion erfolgenden Wachstumszone während der Öffnungs- und Schließbewegungen verschoben wird.

Einige Zeit nach Beginn der Anthese drehen sich die Antheren so, daß sie der inzwischen ebenfalls empfängnisreif gewordenen Narbe einen Längsrand zuwenden, der mit Pollen bedeckt ist. Die drei tütenförmigen bis kelchförmigen, am Rande verschiedenartig gezackten oder auch ± gekräuselten Narbenlappen (Fig. 552) kommen dabei zwischen je zwei Antheren zu liegen. Nun muß spontane Selbstbestäubung eintreten und besuchende Insekten müssen neben Xenogamie auch Selbstbestäubung herbeiführen. Durch das Durchziehen der Narben zwischen den Antheren, welches vom Wachstum der Perigonröhre herbeigeführt wird, wird die Autogamie noch weiter gefördert. Der Eintritt spontaner Selbstbestäubung ist für die Pflanze um so wichtiger, als den Blüten auch bei Schönwetter nur spärlicher Insektenbesuch zuteil wird, überdies aber auch die Zeit der Anthese oft durch Schlechtwetterperioden gestört wird. Loew beobachtete an markierten Exemplaren, deren Blüten infolge mehrtägigen Regenwetters geschlossen blieben, daß die Narben so reichlich mit Pollen bedeckt waren, so daß über die direkte Berührung mit den Antheren gar kein Zweifel bestehen konnte. Er verfolgte im weiteren Verlaufe den Samenansatz und konnte eine vollkommen normale Samenentwicklung und Reifung feststellen.

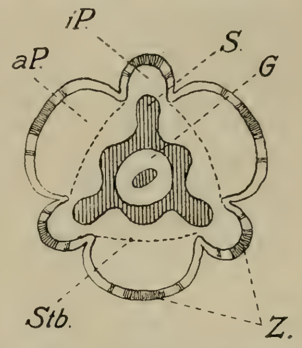


Fig. 553. *Crocus albiflorus.* Schematisiert. Querschnitt durch den Schlund in der Höhe der Staubblattinsertion. Die Hohlräume schraffiert. iP innere, aP äußere Perigonabschnitte, Z. violette Streifen in der äußeren Epidermis, Stb. die Insertionslinie der Staubblätter. G. Griffel, S. Saftlöcher. (Nach Loew.)


Fig. 552. *Crocus vernus.* Reife Narbe. (Nach Maw.)

Als legitime Bestäuber werden nach dem Blütenbau Schmetterlinge betrachtet. In der engen Perigonröhre steigt der, nach Abheben der Kutikula von den Septalnektarien reichlich ausgeschiedene Nektar bis zum Schlund der Blüte und zur Staubblattinsertion empor, wo er durch kleine Haarbüschel geschützt wird. Hier wird die Röhre durch die Dicke des Perigons derart eingeengt, daß nur zwischen je zwei Staubblattinsertionen, also vor dem Ansatz der inneren Perigonabschnitte drei enge Saftlöcher freibleiben. Zwar liegen auch zwischen Griffel und den äußeren Perigonabschnitten resp. deren Ansatz flache Erweiterungen der Röhre, doch sind diese durch die Filamente derart verdeckt, daß sie als Saftlöcher nicht in Frage kommen können (Fig. 553). Bei weißblütigen Exemplaren ist die Blumenkrone infolge des violetten Zellsaftes der äußeren Epidermiszellen an dieser Stelle violett gestreift. Loew (95) faßt diese Streifung als Saftmale auf. Wenn nun auch tatsächlich infolge der Zartheit der Blumenkrone die violette Farbe durchscheint, also auch in der Blüte zu sehen ist, halte ich doch diese Annahme für unrichtig, da sinngemäß nur dort, wo Nektarlöcher liegen, also an den inneren Perigonabschnitten Saftmale sein sollten, während sie tatsächlich am Grunde der äußeren Abschnitte oft größer sind, obwohl der Nektar an diesen Stellen nicht zugänglich ist. Wenn nun also der Nektar auch sehr hoch steigt, so liegt doch auf der Hand, daß nur

langrüsselige Insekten, wie die Schmetterlinge, ihn ganz ausnützen können. H. Müller beobachtete tatsächlich in den Hochalpen den Distelfalter (*Pyrameis cardui* L.) und die Gammaeule (*Plusia gamma* L.) als legitime Bestäuber, während nach seinem Bericht Hummeln mehr gelegentlich in die Blüten eindrangen, wobei ihnen die Honigausbeutung nur spärlich gelang. Hingegen beobachtete Loew (95) bei Oberstdorf im Allgäu nur Hummeln (*Bombus pratorum*) und Honigbienen bei Sonnenschein die Blüten besuchend. Obwohl sowohl der Distelfalter als die Gammaeule dort vorkamen, konnte er sie niemals beim Blütenbesuch beobachten. Bienen wie Hummeln hatten nach Abfliegen von den *Crocus*-Blüten leere Körbchen, hatten also nur Honig getrunken ohne Pollen zu sammeln. Von anderen Autoren wurden an „*Crocus vernus*" (sensu latiore) auch noch *Thecla rubi* und *Podalirius acervorum* beobachtet. Viel zahlreicher sind jedoch die Berichte über Blütenbesuch durch Apiden. Außer *Bombus pratorum* und der Honigbiene wurde saugend und pollensammelnd noch von Friese bei Innsbruck *Osmia bicolor*, von Heinsius in Holland *Anthophora pilipes* beobachtet, ferner *Bombus lapponicus* und *Bombus terrester*. Endlich beobachtete H. Müller noch den Käfer *Anthobium alpinum* und eine Schwebfliege als Besucher. In Ligurien endlich wurde von Pandiani (109) auch *Eristalis aeneus* und eine *Halictus*-Art beobachtet (**6, 32, 62, 68, 73, 95, 102, 112, 142, 145**, Kerner, Manuskript, Kirchner, Manuskript, 133, 86).

Die großblütige Art, *Crocus vernus* s. str., unterscheidet sich vom *C. albiflorus* nicht nur durch die übrigens sehr variable Blütengröße, sondern auch biologisch durch die Bestäubungseinrichtung. Seine Blumenkronabschnitte sind etwa 2—3mal so lang als breit, gewölbt, breiter und stumpfer als bei *C. albiflorus*. Nach Singhof (144) haben die Abschnitte eine gerade oder mehrfach gebogene Hauptrippe, deren Verzweigungen alle mit den weiter gegen den Rand zu verlaufenden Seitennerven, die etwa gleich lang mit der Hauptrippe sind, anastomosieren. Die von den Seitennerven ausgehenden Verzweigungen hingegen treten nur zum Teil mit den am Grunde entspringenden Nebennerven in Verbindung. Letztere können auch auf einer Seite ganz fehlen oder aber sich gleich am Grunde in zwei gleich starke Bündel teilen. Die Farbe des *C. vernus* ist meist ein tiefes Violett oder Lila, seltener kommt auch er mit weißen Blüten vor. Als klares Unterscheidungsmerkmal gegenüber *C. albiflorus* ist jedoch infolge der starken Variabilität der Blüten nur die Griffellänge zu betrachten, indem die Narbe bei *C. vernus* stets die auf fein weichhaarigen Filamenten stehenden Antheren überragt (Fig. 554). Hierdurch wird trotz der gleichzeitigen Entwicklung der Narbe und der Antheren bei eintretendem Insektenbesuch Fremdbestäubung bevorzugt und scheint spontane Selbstbestäubung tatsächlich nicht stattzufinden. Schmetterlinge scheinen zwar die legitimen Bestäuber zu sein, doch wurden als Besucher nur Apiden, wie Hummeln, Honigbienen und *Anthophora pilipes* beobachtet. Allerdings scheint durch die frühere große nomenklatorische Verwirrung eine genauere Unterscheidung, welcher „*Crocus vernus*" in den Literaturangaben gemeint ist, unmöglich. Apiden haben, wenn sie sich auf die Blüten setzen, die Gewohnheit, sich an den vorstehenden Narben festzuhalten, wodurch sie leicht Fremdbestäubung herbeiführen. Dann kriechen sie in den Blütentrichter hinab, um Nektar und Pollen zu sammeln und bestäuben sich dabei meistens an der Brust, aber auch an den Seiten und am Rücken mit dem klebrigen Pollen, da sie die aus dem Griffel und den Staubgefäßen gebildete Mittelsäule als Leiter benützen.

Crocus Heuffelianus stimmt in der Blütezeit wie auch jedenfalls in der Blüteneinrichtung mit *C. vernus* überein, doch liegen nähere Untersuchungen nicht vor. Die Perigonabschnitte sind wie bei *C. vernus* deutlich gewölbt, tragen aber an ihrer Innenseite am Grunde keine Behaarung. Bei der dunklen Form sind sie nach Römer (118a) 5—6 cm lang, länglich und verkehrt-eiförmig. Die Staubgefäße sind ganz kahl und werden von der, wie bei *C. vernus* s. lat. trichterförmigen, jedoch tiefer gespaltenen und an den Zipfeln oberwärts kammförmig verbreiterten Narbe (Fig. 555)

beträchtlich überragt, ohne daß diese aus der Blütenhülle vorragt. Interessant wäre es zu wissen, ob nicht die von Römer (l. c.) erwähnte kleinerere, reinweiße Abart im Blütenbau mehr an *C. albiflorus* erinnert, was m. E. nicht unwahrscheinlich wäre, und eine volle Analogie mit der Gesamtart *C. vernus* s. lat. bedeuten würde.

Die **Postflorationserscheinungen** der drei Arten decken sich vollständig mit denen der ganzen Gattung. Der Stengel verlängert sich auf etwa 7—10 cm und hebt die ca. 2—2,5 cm lange und ca. 0,8 cm dicke Kapsel steil in die Höhe. Auch die Samen der drei Arten sind einander ähnlich, fast kugelig. *C. vernus* und *albiflorus* haben etwa 2,5—3,0 mm im Durchmesser messende leicht papillöse Samen, die, im unreifen Zustande rosafarben, später samt Chalaza und Caruncula dunkel rehbraun sind. (Fig. 556). Der Samen von *C. Heuffelianus* ist etwas größer, ca. 3,2 mm im Durchmesser, stark papillös und heller rehbraun gefärbt (Fig. 557).

Auf eine eigenartige Verbreitungsmöglichkeit, die von H. Schoenach entdeckt wurde, weist Dalla Torre (39) hin. Schoenach fand am Aufstieg zum Kronplatz bei Bruneck in Südtirol in der Umgebung von Bad Schartl (1427 m) auf den Maulwurfshaufen Hunderte von aufgewühlten und losgelösten *Crocus*-Knollen in der Erde locker verteilt. Im Botanischen Garten zu Feldkirch eingesetzt, blühten diese gleich im folgenden Jahr. Dalla Torre ist der Ansicht, daß beim Verteilen dieser Maulwurfshaufen, sei es durch den Menschen oder scharrende Hunde, sei es, allmählich durch das Regenwasser, eine Ausbreitung zustande kommen muß, die das nest- und herdenweise Vorkommen namentlich gleich gefärbter Exemplare erklären kann. Jedenfalls erleichtert die Auflockerung durch Maulwürfe das zu Tal schwemmen der sonst zu tief in der Erde liegenden *Crocus*-Knollen durch starke Regengüsse.

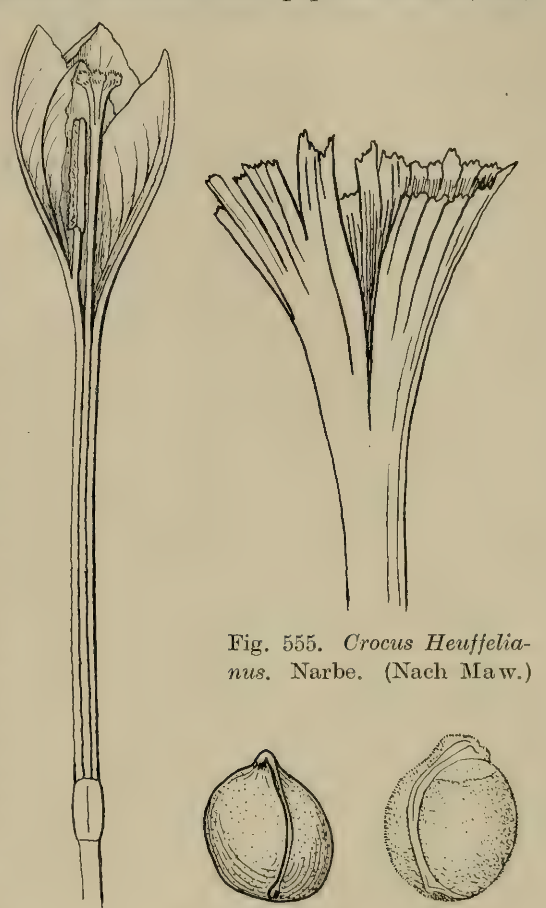


Fig. 555. *Crocus Heuffelianus*. Narbe. (Nach Maw.)

Fig. 554. *Crocus vernus*. Längshalbierte Blüte. Nur ein Staubblatt gezeichnet. (Original K.)

Fig. 556. *Crocus vernus*. Samen. (Nach Maw.)

Fig. 557. *Crocus Heuffelianus*. Samen. (Nach Maw.)

5. Crocus sativus L. Echter Safran.

Crocus sativus L. ist der einzige herbstblühende Verwandte der drei erstgenannten Arten, der in Mitteleuropa, wenigstens in Kultur und hie und da verwildert vorkommt, doch ist seine Bedeutung sowohl im allgemeinen, wie auch besonders für Mitteleuropa heute nurmehr eine ganz untergeordnete. Der echte Safran kommt überhaupt nur als Kulturpflanze vor und unterscheidet sich wesentlich von den orientalischen Wildformen. Ähnlich ist ihm nur *C. sativus* var. *Orsinii* (syn. *C. Or-*

sinii Parl.), der am Monte de Fiori und zwei anderen Orten bei Ascoli in Italien wild vorkommt. Da aber der echte *C. sativus* auf den Hängen des Apennin bis in die Gegend der Heimat von *C. Orsinii* lange Zeit kultiviert wurde, ist die Möglichkeit, daß auch diese Wildform nur eine Verwilderungsform sei, nicht von der Hand zu weisen. Über den Ursprung und die Kulturgeschichte des Safran wissen wir fast gar nichts, doch scheint er eine uralte Kulturpflanze zu sein. Jedenfalls ist er nach Woenig[1]) und Zörnig[2]) schon im medizinischen Papyrus Ebers unter dem Namen „Matet" im Rezept eines harntreibenden Mittels angeführt, und desgleichen in einem ähnlichen Rezept des Dioscorides. Unter dem Namen „Karkôm" wird er in Salomons Hohem Lied in der Bibel genannt und ebenso nennen ihn bereits Homer, Hippokrates, Theophrast, Philo von Tarsus, Plinius und viele andere. Die Phönizier hatten den Handel mit *Crocus* lange Zeit monopolisiert. Sprechen schon diese Literaturangaben aus dem Altertum für das hohe Alter des echten Safran als Kulturpflanze, so führt Maw (99, S. 56 ff.) noch besonders drei Argumente hiefür an. Zunächst die Tatsache, daß keine wilde *Crocus*-Art mit dem typischen *C. sativus* ganz identisch ist, und er steril bleibt, wenn er nicht mit dem Pollen einer Wildform belegt wird. Ferner, daß er als Kulturpflanze oder Flüchtling die weiteste Verbreitung aller *Crocus*-Arten besitzt, die sich über 125° der Länge und 25° Breite erstreckt, nämlich von Spanien bis Kashmir und China und in der Breite von Persien bis England, und endlich, daß er von einer, selbst unter Kulturpflanzen seltenen Gleichförmigkeit ist, während die Wildformen äußerst variabel sind.

Die Heimat des Safran ist vermutlich im Orient zu suchen, vielleicht auch in Griechenland. Doch wird er schon seit alter Zeit bis in den fernen Osten gezogen, so in China, Indien (Kashmir), Kleinasien und Persien. Durch die Sarrazenen wurde er nach Spanien gebracht, welches heute als das Hauptproduktionsland anzusehen ist, und gelangte von hier auch nach Südfrankreich. Stephan von Hausen, ein Begleiter des kaiserlich österreichischen Gesandten in Konstantinopel, brachte ungefähr um 1579 aus der Gegend von Belgrad die ersten Safranknollen nach Wien und legte so den Grundstein zu der teilweise noch heute ausgeübten Safrankultur in Österreich.

Das wichtigste Produktionsland für Safran ist gegenwärtig Spanien, wo er in Aragonien, Neu-Kastilien, Murcia und im Distrikt von La Mancha gezogen wird. Der Haupthandelsplatz in Spanien ist Valencia. Weiters baut man Safran heute noch auf Mallorca und Menorca, nur sehr wenig in Südfrankreich. Während hier in früherer Zeit viel Safran angebaut wurde, wird seine Kultur heute fast nur noch im Arrondissement Gâtinais gepflegt, etwas auch noch bei Avignon, Orléans und Vinaisson. Endlich finden wir außerhalb Mitteleuropas noch Safrankulturen im Apennin und in den Abruzzen, auf Sizilien, in Ungarn, im Orient und in Nordamerika, namentlich in Pennsylvanien. In Mitteleuropa finden sich nur noch wenige Safrankulturen. Die früheren Kulturen in Deutschland, bei Altenburg, Landau und Worms sind längst aufgelassen, da sie nicht hinreichend rentabel waren. Auch in der Schweiz gibt es nur noch einige Überreste der alten Walliser Safrankultur in Mund bei Brig, bei Mörel, Naters und Siders und bei Faido im Tessin. Leider ist auch die österreichische Safrankultur, die aus Niederösterreich die höchstwertige Sorte des Handels lieferte, im Verschwinden. Früher wurde in Niederösterreich bei Kirchberg am Wagram, bei Ravelsbach, Herzogenburg, Melk und Krems Safran angebaut. Verschiedentlich, so z. B. bei Bern, kommt der echte Safran verwildert vor.

Crocus sativus ist ausgeprägt xerophil. Sein Anbau erfolgt auf trockenen Plätzen, z. B. in Weingärten. Im Apennin pflanzt man ihn in kalkreichen, steinigen, aber

[1]) Woenig, Die Pflanzen im alten Ägypten, S. 395.
[2]) Zörnig, Arzneidrogen, I, S. 97.

gut gedüngten Grund. Nach Entfernen der Steine wird hier der Boden etwa 0,5 m tief gut aufgearbeitet und im August reichlich mit tierischem Dünger, besonders mit Schafmist, gedüngt. Die Knollen werden in Abständen von ca. 8—10 cm in Reihen gepflanzt und dazwischen mindestens 20 cm weite Furchen freigelassen. Die Bebauung mit *Crocus sativus* benötigt daher sehr große Anbauflächen. Um den Boden dennoch besser auszunützen, wird im Apennin in den Furchen zwischen den *Crocus*-Reihen nach dessen Anbau Getreide gesät. Der Schnitt des Getreides erfolgt schon vor dem Erscheinen der Blüten, und nun dienen die Furchen als Pfade für die Pflückerinnen. Jede Knolle bringt mehrere, mitunter bis zu 12 Blüten, hervor. Zwei Jahre bleibt die Safrankultur ungestört, dann wird der Boden neuerlich umgebrochen und mit Getreide bebaut. Hierauf kann wieder Safran angebaut werden. Feuchter, schwerer Boden scheint dem Safran nicht zu behagen, wenigstens kommt er im Botanischen Garten in Graz in solchem Boden niemals zur Blüte.



Fig. 558. *Crocus sativus.* Knolle mit reicher vegetativer Vermehrung. B. nach Entfernen der Hüllen. (Original B.)

Die **Knolle** von *C. sativus* ist weitaus größer als die der vorgenannten Arten, im Bau jedoch dieser im allgemeinen gleich. Ihre Hülle ist ebenfalls netzfaserig, jedoch viel derber und die Netzmaschen sind dichter als bei *C. vernus* und seinen nächsten Verwandten. Die Ausbildung von Nebenknollen ist häufig ungemein ausgiebig, so daß, da oft die Kraft der Zugwurzeln nicht ausreicht, sie loszutrennen, es oft fast nicht möglich ist, Verjüngungstrieb und Vermehrungstriebe zu unterscheiden (Fig. 558). Die oft sehr zahlreich etwas vor oder zugleich mit der Blüte erscheinenden Laubblätter werden bis 30 cm lang, bleiben aber schmal, nur etwa 3 mm breit. Sie stehen aufrecht und überragen zumeist die Blüten. Im ganzen wie alle *Crocus*-Blätter gebaut, sind sie durch den gewimperten Kiel und Blattrand charakterisiert. Da der Blattrand nach unten eingeschlagen ist, wird die zwischen ihm und dem flachen Blattkiel offene Spalte, in der die Spaltöffnungen liegen, durch die Wimperhaare von beiden Seiten überdacht und der Wasserverlust durch Verdunstung noch weiter als beim bloß eingerollten Blatt vermindert.

Im September bis November erscheinen die großen, duftenden Blüten (Fig. 559). Wie bei den vorbeschriebenen Arten werden sie von einem am Grunde des Stengels befindlichen und einem dicht unterhalb des Fruchtknoten inserierten Scheidenblatt geschützt. Die Perigonabschnitte sind hellviolett, mit dunkleren oder helleren Streifen verschiedenartig geziert. Sie sind verkehrt-eiförmig bis länglich. Im Schlunde ist die Blütenhülle innen bärtig behaart. Nach Singhof (144) verzweigt sich der Mittelnerv der Perigonabschnitte nur wenig, seine Verzweigungen enden in der Regel frei. Auch die zahlreichen Verzweigungen der Seitennerven haben meist freie Endigungen. Am Grunde der Seitennerven entspringen zwei Nebennerven. Diese besitzen an ihrem Grunde frei endende Seitenäste und verlaufen in einem nach innen schwach konvexen Bogen bis ungefähr in die Mitte des Perigon-



Fig. 559. *Crocus sativus.* Habitus. (Nach Maw.)

Fig. 560. *Crocus sativus.* Narbenäste und Staubblätter. Die Narbenenden etwas aufgerollt. (Nach Maw.)

abschnittes. In anderen Fällen sind nur ein Hauptnerv und zwei Seitennerven vorhanden, die mit den Hauptnerven fast gleich lang und durch Anastosomen verbunden sind. Die gelben Staubbeutel stehen mit pfeilförmigem Grunde auf steifen, weißen Staubfäden; sie werden von den drei 2.5—3.5 cm langen Narbenästen weit überragt (Fig. 560). Diese verteilen sich schon in der Höhe der Antheren aus dem

etwa 10 cm langen, fadenförmigen Griffel. Am Grunde sind die kahlen, lebhaft orangeroten, fettig glänzenden Narbenäste ebenfalls fadenförmig, erweitern sich jedoch allmählich gegen die Spitze zu und bilden durch Einrollung der Ränder enge, etwa keulenförmige Trichter, die am Ende mehr oder weniger tief gekerbt oder eingeschnitten sind. Sie sind etwa ebenso lang wie die Perigonabschnitte, jedoch schlaff nach außen geneigt, und hängen oft aus der Blüte zwischen den Blumenkronabschnitten heraus. Die nächst verwandte, wilde Form *C. sativus* var. *Orsinii* unterscheidet sich eben durch ihre kürzeren, aufrechten und steiferen Narbenäste vom echten Safran (Fig. 561). Nur am Rande tragen die Narben Papillen (Fig. 562). In den Zellen des zarten und lockeren Gewebes der Narbenäste befindet sich das Safranbitter, auch Pikrocrocin, Crocetin oder Polychroit genannt, ein lebhaft gelber, glycosidartig gebundener Farbstoff sowie sehr kleine Kristalle, die in Salzsäure unslöslich sind, deren chemische Natur jedoch noch nicht aufgeklärt ist. Infolge des Gehaltes an Safranbitter dienen die über Feuer getrockneten Narben seit alter Zeit als Droge unter dem Namen Safran. Sie werden als Arzneimittel, wie auch als Gewürz und Farbstoff, besonders für Mehlspeisen verwendet. Der hohe Preis der Droge läßt sich schon daraus erkennen, daß 35—40 000 Blüten erst 500 g Safran liefern.



Fig. 561. *Crocus sativus var. Orsinii.* Narbenäste und Staubblätter. (Nach Maw.)

Infolge der über die Staubgefäße weit vorragenden Narben erscheint die Blüteneinrichtung von *C. sativus* der von *C. vernus* ähnlich, indem bei Insektenbesuch Fremdbestäubung bevorzugt wäre. Namentlich dann, wenn die Narben aus der Blüte heraushängen, ist Selbstbestäubung unmöglich. In diesem Falle dürfte aber auch ein besuchendes Insekt kaum mit den Narben in Berührung kommen und tatsächlich ist Fruchtansatz bei *C. sativus* nur äußerst selten zu beobachten. Maw (99) berichtet, daß Fruchtansatz nur dann möglich sei, wenn die Narben mit Pollen einer Wildform von *C. sativus* belegt werden. Dies würde für Sterilität des Blütenstaubes sprechen. Anderseits könnte schon die Lage der Narben einen ausreichenden Grund für die Sterilität des Safrans bedeuten, indem nur durch künstliche Befruchtung überhaupt eine Bestäubung der Narben möglich ist. Solche Versuche sind meines Wissens nicht angestellt worden. Kann aber ein Fruchtansatz wirklich nur durch Blütenstaub einer Wildform herbeigeführt werden, so ließe sich dies auch durch Selbststerilität erklären, indem die Pflanzen einer Kultur, da sie durch vegetative Vermehrung entstanden sind, sich physiologisch als ein Individuum verhalten und infolgedessen auch untereinander steril sein können. Allerdings erscheint mir diese Erklärung der Sterilität bei dem häufigen Auftreten von Autogamie in der Gattung nicht sehr wahrscheinlich. Maw faßt die Sterilität von *C. sativus* einfach als eine Folge zu alter Kultur auf, also als eine Art Degenerationserscheinung. *C. sativus* var. *Orsinii* ist nicht steril. Als Besucher von *C. sativus* wurden Hummeln beobachtet.

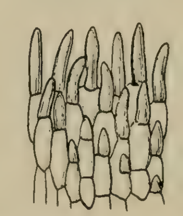


Fig. 562. *Crocus sativus.* Narbenpapillen. (Nach Hegi.)

Wie bei allen herbstblütigen *Crocus*-Arten bleibt der Fruchtknoten, falls die Blüte befruchtet wurde, über den Winter unter der Erde verborgen und wird erst

im Frühjahr von dem in die Länge wachsenden Stengel aus der Erde hervorgeschoben.

C. sativus neigt besonders stark zur Bildung monströser Blüten. Eine besonders auffallende Monstrosität beschreibt Maw (99) (Fig. 563). In der Mitte dieser Blüte erheben sich die normal entwickelten drei Narben auf einem verlängerten Griffel (Fig. 563 A a). Von den Staubblättern ist eines ziemlich normal entwickelt, während die beiden anderen verlängert und in eingeringelte schmale Spitzen ausgezogen sind (Fig. 563 A b). Der innere Perigonkreis bildet drei mit den Filamenten zusammenhängende Staubgefäße (Fig. 563 A c), von denen zwei ihrerseits in eingeringelte, narbenartige Bildungen übergehen (Fig. 563 B, C). Der äußere Perigonkreis endlich bildet drei lange, narbenähnliche Gebilde (Fig. 563 A d).

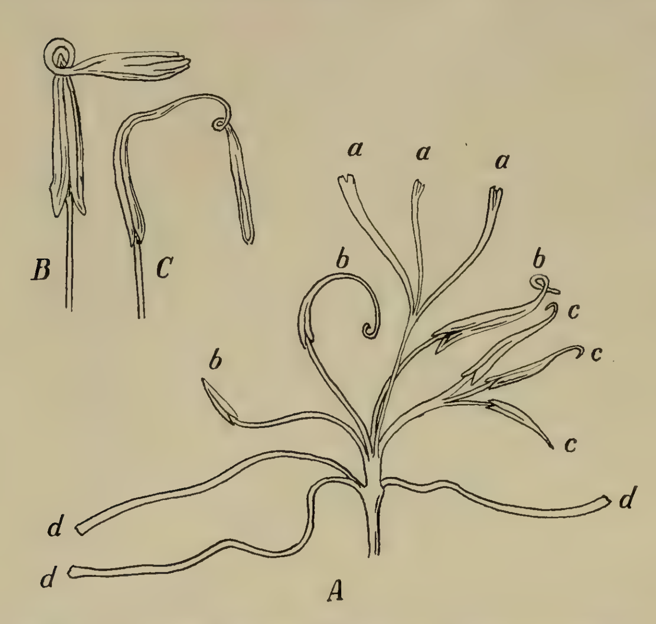


Fig. 563. *Crocus sativus.* Monströse Blüte, a wahre Narben, b wahre Staubblätter, c innerer, d äußerer Perigonkreis, B, C, zwei Abschnitte des inneren Perigonkreises vergrößert. (Nach Maw.)

6. Crocus variegatus Hoppe et Hornsch. (= C. reticulatus Bieb.)

Gestreifter Safran, netzfaseriger Safran. (Sect. Nudiflori-reticulati).

Wie die beiden folgenden *Crocus*-Arten ist auch *Crocus variegatus* ein ausgesprochenes Kind wärmerer Gebiete und reicht ins mitteleuropäische Gebiet nur mit seinen äußersten Vorposten im Süden des alten Österreich. Der gestreifte Safran bewohnt das südöstliche Europa, sowohl das Gebiet der Adria wie das der pannonischen Flora. Vom Nordhang des Kaukasus zieht sich sein Areal über Südrußland und die Krim und über die ganze Balkanhalbinsel, im Norden über Bulgarien bis in die ungarische Tiefebene bei Budapest und Großwardein, seinen nördlichsten Standorten, im Süden über Montenegro, die Herzegowina und Dalmatien bis Monfalcone, also im ganzen über eine Strecke, die vom 13⁰ 30′ östlich von Greenw. bis 42⁰ 30′ östl. v. Greenw. reicht, also über 29 Längengrade. Im Adriagebiete wächst er, bis auf 500 m Seehöhe steigend, längs der ganzen Nordküste, im österreichischen und kroatischen Küstenland, wie auch auf Istrien und den Inseln, und dringt bis in das südwestlichste Innerkrain vor, wo er vom Nanos bis ins Rekatal bei Vreme vorkommt. Im Küstenland wird er von Monfalcone, vom Monte Spaccato, Triest und Opčina angegeben, weiters aus Friaul, der Gegend von Fiume und anderen Orten (Fig. 564).

Als echter Südosteuropäer ist *C. variegatus* ein ausgesprochener Xerophyt. Sein Standort sind steinige Wiesen und Weiden, auf derartigen Karstwiesen dringt er bis Innerkrain vor und bewohnt auch die Adrialänder. Daneben wächst er auch gerne in lichten Wäldern, so im Walde von Lipizza, und zwar namentlich in Eichenwäldern, z. B. in den Eichenwäldern des Waraschin im Komitat Behar im Banat.

C. variegatus gehört der zweiten Untergattung, *Nudiflori*, an, die sich im Bau des Sprosses wesentlich von den bisher besprochenen Arten (*Involucrati*) unterscheidet. Seine fast kugelige, etwa 1.5 cm dicke Knolle wird von einer netzartigen Hülle umgeben, doch ist sie nicht, wie bei den bisherigen Arten, feinfaserig-netzig, sondern bildet ein derbes lockeres Netzwerk aus starren, drahtartigen Fasern, welches in eine Anzahl ebenfalls drahtiger, derber Spitzen ausläuft (Fig. 565 a). Die Knollenbasis wird wieder von einer besonderen Hülle geschützt, die nicht

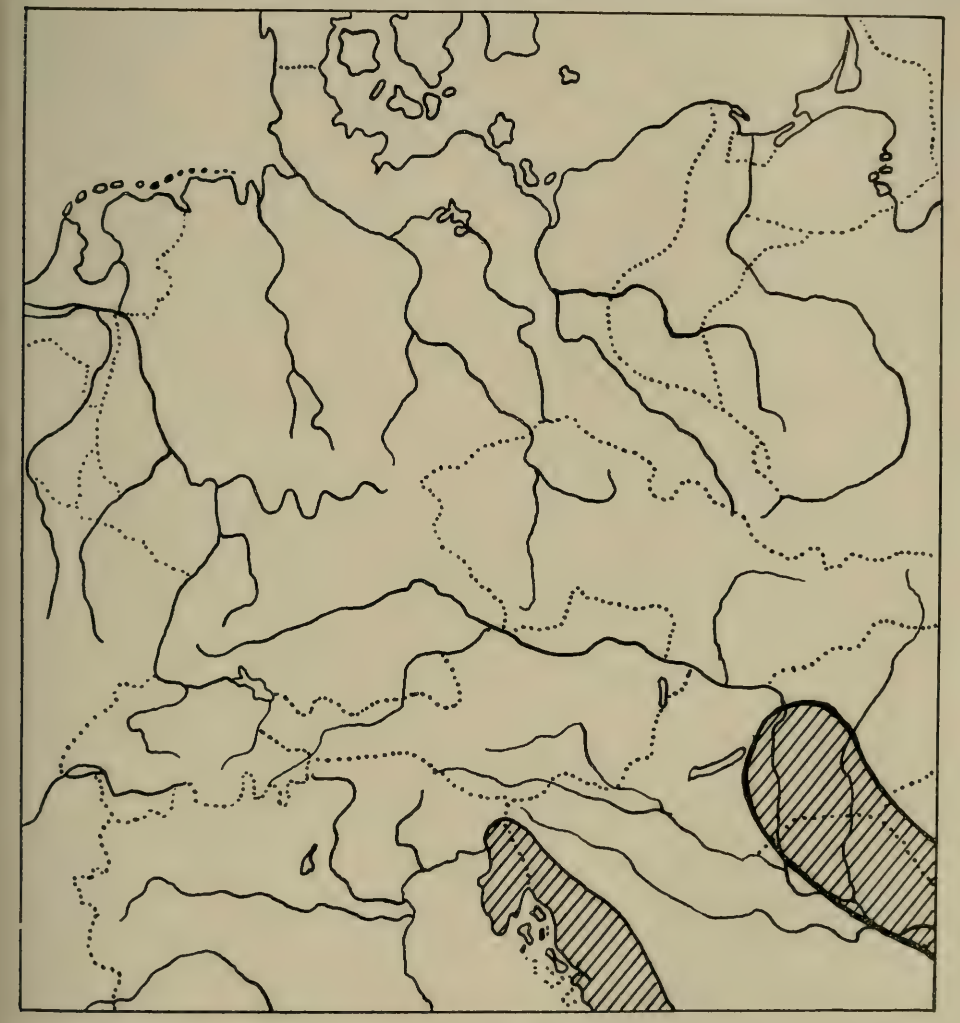


Fig. 564. Die ungefähre Verbreitung von *Crocus variegatus*. (Nach der Literatur B.)

netzförmig, sondern in zahlreiche spitze, radial gestellte, etwas nach oben gekrümmte Strahlen ausgeht (Fig. 565 b). Bei guter Erhaltung der Hüllen findet man noch eine kleinere Basisscheide, die weniger und kürzere Strahlen aufweist. Infolge des in dem trockenen Boden verlangsamten Verfalles der überdies sehr zähen Hüllenfasern findet man meist eine größere Anzahl von Hüllen übereinander. Für gewöhnlich trägt der Neutrieb etwa 4 Scheidenblätter in der Länge von 1,5 bis 5,0 cm, wobei das innerste das längste ist. Die Laubblätter, gewöhnlich 3—4 an der Zahl,

sind nur etwa 2 mm breit, also auffallend schmal und ziemlich steif. Die Hälfte ihrer Breite nimmt der konvexe zweikantige Kiel ein. In den Seitenkanälen, die durch Einrollung der Spreitenränder mit dem Kiel gebildet werden, befinden sich an den Seiten des Kieles zwei vorspringende Längsleisten, die jedenfalls zur Versteifung des Blattes stark beitragen. Die Laubblätter sind kahl. Zur Blütezeit sind sie schon ziemlich entwickelt und erreichen ungefähr den Schlund der Blüte. Zur Zeit der Fruchtreife sind sie jedoch bis auf 22 cm Länge herangewachsen.

Ist nur ein Blütensproß vorhanden, was bei *C. variegatus* allerdings meist der Fall ist, so steht dieser im Zentrum der Laubblattsphäre als terminale Verlängerung der Achse. Der Unterschied gegenüber den *Involucrati* ist dann nur darin zu sehen, daß an der Basis des zur Blütezeit etwa 2,5 cm langen Blütenstieles kein Hüllblatt steht. Dafür steht unterhalb des Fruchtknotens eine zweiblätterige Spatha. Die äußere Hülle ist eine röhrenförmige Scheide, ähnlich der von *C. vernus* und *albiflorus*, in ihr eingeschlossen und nur mit der Spitze vortretend steckt ein zweites, schmales Hüllblatt, welches nicht zur Röhre geschlossen, sondern lineal ist. Beide Scheiden sind ca. 4 cm lang und überragen die äußeren Scheidenblätter (Fig. 566). Auffallender wird der Unterschied im Aufbau des Sprosses gegenüber den *Involucrati* hingegen, wenn mehrere Blüten entwickelt werden. In diesem Falle steht nur eine Blüte im Zentrum der Laubblattsphäre als Terminalblüte, die anderen stehen in den Achseln der obersten Laubblätter. Alle Blütensprosse haben einen kahlen Stiel,

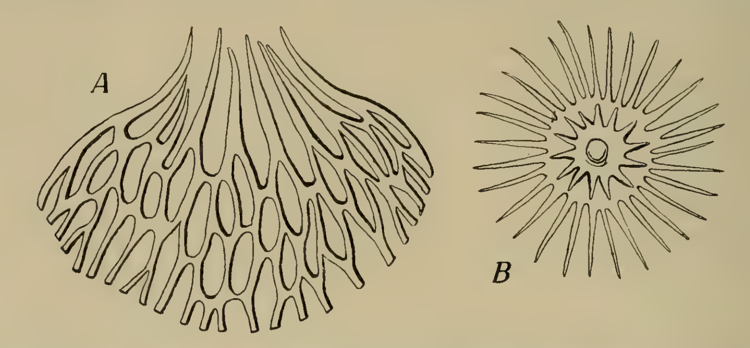


Fig. 565. A Haupthülle, B Basishülle von *Crocus variegatus.* (Nach Maw.)

der von keiner Scheide eingehüllt wird und, wie die Terminalblüte, eine doppelte, aus einem röhrigen und einem linealen Blatt gebildete Scheide unterhalb des Fruchtknotens. Im Grunde der in den Blattachseln stehenden Blütenstiele befindet sich aber noch ein winziges, nur etwa 1—2 mm langes, dorsales Schüppchen, welches dem endständigen Blütenstiel fehlt (Fig. 567). (Vergl. Schumann 136.)

Die Blüte hat eine violette Röhre und geht in sechs elliptisch-lanzettliche zugespitzte und gegen den Grund verschmälerte Abschnitte über. Bis zum Schlund ist die Röhre etwa 6,5 cm lang. Die Perigonabschnitte sind etwa 40 mm lang und an der breitesten Stelle ca. 9 mm breit. Bei Sonnenschein sind sie weit nach außen zurückgebogen, so daß die Blüte weit offen ist. Die Nervatur der Perigonabschnitte besteht nach Singhof (144) aus einem Hauptnerv und zwei fast ebenso langen Seitennerven, die untereinander durch Anastomosen verbunden sind. Der Hauptnerv entsendet aus seinem oberen Drittel drei freiendigende Seitenäste; ca. 14 parallele Verzweigungen gehen von ihm zu den Seitennerven, die entweder mit dem Mittelnerv parallel oder schwach konkav gegen ihn gewölbt sind. Von den Seitennerven wieder gehen in ziemlich gleichmäßigen Abständen 10—12 einfache oder schwach gegabelte Verzweigungen, die unterhalb der Blattmitte am längsten sind, fast parallel zum Rand. In manchen Fällen entspringen am Grunde der Seiten-

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Begründet von

DR. O. VON KIRCHNER †
Professor der Botanik an der Landw. Hochschule Hohenheim

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der Eidgen. Techn. Hochschule Zürich.

Fortgeführt von

DR. W. WANGERIN
Professor der Botanik an der Techn. Hochschule Danzig-Langfuhr

DR. C. SCHRÖTER
Alt-Professor der Botanik in Zürich.

Lieferung 43.

Band I, 3. Abteilung, Bogen 57—62: Iridaceae. Mit 98 Abbildungen
(Von F. Buxbaum)

STUTTGART 1932.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

nerven noch Nebennerven, die bis über die untere Hälfte des Perigonabschnittes hinausreichen. Trotzdem haben alle von den Seitennerven ausgehenden Verzweigungen freie Endigung. Im kahlen Schlund ist die Blumenkrone gelb oder weiß, die Perigonabschnitte sind heller oder dunkler violett, mitunter weiß, die drei äußeren Abschnitte besitzen überdies eine tiefviolette Zeichnung, die aus drei federartig verzweigten Längsstreifen besteht. Die Staubgefäße sind etwa 1.5 cm lang, wobei die orangegelben Antheren doppelt so lang als die Staubfäden sind. Die orangegelben Pollenkörner sind nackt und haben etwa 0.08 mm Durchmesser. Der Stempel ragt etwa 2 cm über den Blütenschlund, überragt also etwas die Antheren. Etwa in der mittleren Antherenhöhe teilt sich der Griffel in drei fast ganzrandige, etwa keulenförmig eingerollte, scharlach-orangefarbige Narbenäste, die ihrerseits auch noch in zwei Äste gabelig gespalten sein können (Fig. 568). (Vergl. auch 67 a, 79, 144.)

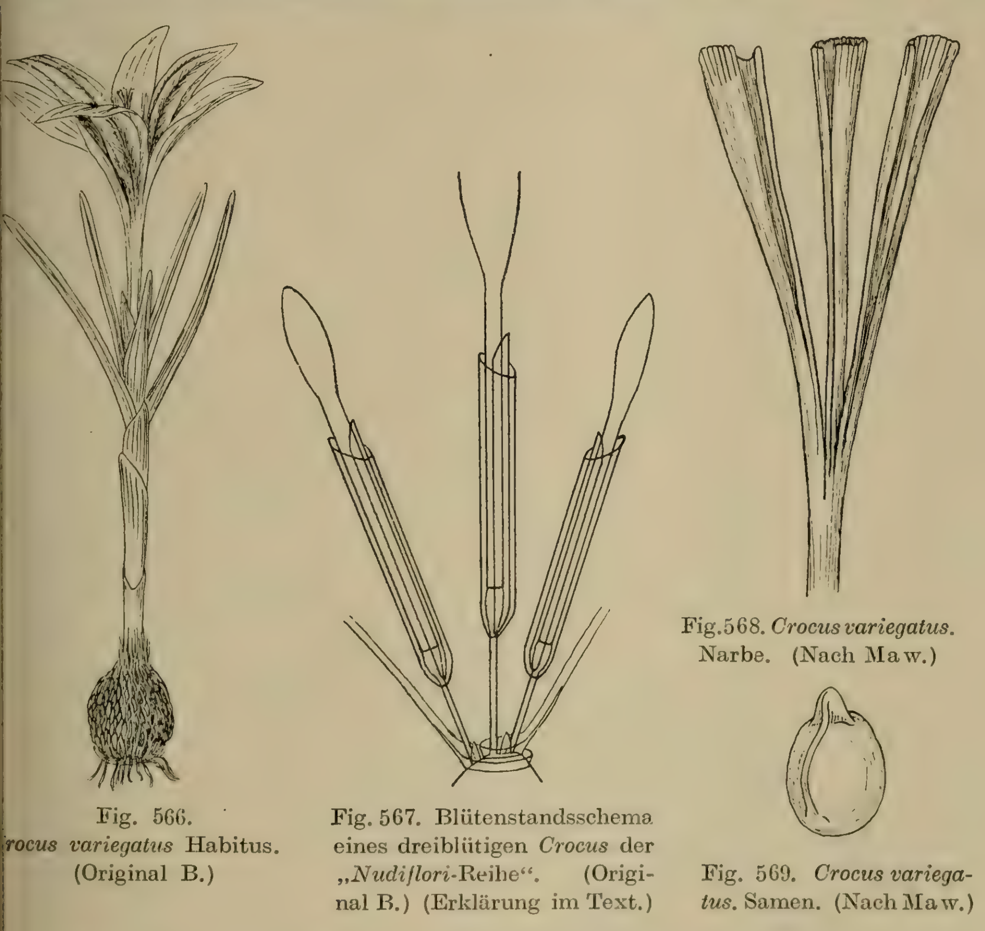


Fig. 566. *rocus variegatus* Habitus. (Original B.)

Fig. 567. Blütenstandsschema eines dreiblütigen *Crocus* der „*Nudiflori*-Reihe". (Original B.) (Erklärung im Text.)

Fig. 568. *Crocus variegatus.* Narbe. (Nach Maw.)

Fig. 569. *Crocus variegatus.* Samen. (Nach Maw.)

Nach der Blüte verlängert sich der Schaft und trägt eine zur Reifezeit etwa 1.5 cm lange und 0.8 cm dicke Kapsel. Die Samen sind eiförmig, ca. 3.8 mm lang und 2.5 mm dick, vollkommen kahl und glatt und bräunlichgelb gefärbt; Raphe, Caruncula und Chalaza sind blasser als der Samen selbst (Fig. 569).

In der Blüteneinrichtung, die noch nicht näher untersucht wurde, dürfte *C. variegatus* mit *C. vernus* übereinstimmen, da er die gleiche Blütezeit hat und die Antheren ebenfalls von den Narben überragt werden. Bemerkenswert erscheint

mir aber noch, daß die Perigonabschnitte, indem sie sich soweit nach außen krümmen, daß ihre obere Hälfte annähernd horizontal liegt, einen vorzüglichen Anflugplatz bieten, der es wohl auch den Faltern erlaubt, sich bequem auf der Blüte niederzulassen. Schletterer beobachtete bei Pola als Besucher die Apiden *Eucera longicornis* L., *Halictus calceatus* Scop., *Halictus malachurus* K., *Xylocopa violacea* L., *Podalirius acervorum* L. und *P. retusus* L. var. *meridionalis* Pér. (Vergl. **102**.)



Fig. 570. Die ungefähre Verbreitung von *Crocus biflorus*. (Nach der Literatur B.)

7. Crocus biflorus Mill. Zweiblütiger Safran.

8. C. Weldeni Hoppe. Istrianischer Safran.

Diese beiden Arten stehen einander sehr nahe, so daß *C. Weldeni* vielfach, so z. B. bei Maw (99) und Ascherson-Graebner (Synopsis), als Varietät oder doch Unterart von *C. biflorus* betrachtet wurde.

C. biflorus hat von allen *Crocus*-Arten — ausgenommen natürlich *C. sativus*, dessen Areal vom Menschen ausgedehnt wurde — das größte Verbreitungsgebiet.

Es erstreckt sich in west-östlicher Richtung von Genua bis ins nordwestliche Persien und erreicht seine Nordgrenze in der Krim und bei Ochna. Das Hauptgewicht der Verbreitung liegt also im Osten, ähnlich wie bei *C. variegatus*. Auf asiatischem Boden erstreckt sich sein Areal über ganz Vorderasien bis nach Persien und nordwärts bis zum Kaukasus. In Europa reicht er über den Balkan (einschließlich Moraea), Montenegro, die Herzegowina und Dalmatien bis ins ehemals österreichische Küstenland und Istrien, kommt z. B. bei Gabrowitza, Prosecco, Opčina in der Gegend von Triest vor, und von hier zieht sich das Areal längs des Alpen-Südrandes gegen Westen, bis Genua, wo es seine Westgrenze erreicht. In Oberitalien findet man



Fig. 571. Verbreitung von *Crocus Weldeni*. ((Nach Literaturangaben B.)

C. biflorus bei Verona, Brescia, Bergamo, Mailand, Mantua, Parma und Bologna, Lucca, Pisa und Florenz. Über den Monte Albano, Neapel etc. reicht das Verbreitungsgebiet dann nach Süden bis nach Nordsizilien und einschließlich Elba, die Nordgrenze läuft hier aber schon ins Alpengebiet. So kommt *C. biflorus* am Ostufer des Gardasees, auf Wiesen, in der Nähe des Monte Baldo vor und dringt in Südtirol

ins mitteleuropäische Gebiet vor, in dem er auch bei Chiarano nächst Arco gefunden wird (Fig. 570).

Demgegenüber ist das Areal des *C. Weldeni* sehr klein. Nach Adamovič (1, S. 66) lebt dieser besonders in den östlichen und mediterranen Teilen der Balkanhalbinsel und sonst nur im kroatischen Küstenland, in den Adrialändern in Küstengegenden und an einigen Stellen der Quarneroinseln. Nach Ascherson und Graebner (Synopsis) kommt er nur im Küstengebiet der Adria vor, Maw (99) gibt ebenfalls, außer dem Standort am Klan in Süd-Serbien, nur Standorte aus den Adrialändern an. Nächst Triest wächst *C. Weldeni* bei Gabrowizza, Opčina und Prosecco, hier oft mit *C. biflorus* gemischt, an der dalmatinischen Küste südlich Triest zwischen Dernis und Verlika, am Marian bei Spalato, bei Radigne, Beliak und am Bossanka bei Ragusa und endlich verschiedentlich auf Istrien (Fig. 571).

Crocus biflorus bevorzugt im allgemeinen die Ebene, soll jedoch im Kaukasus sogar bis ca. 2000 m emporsteigen. Er lebt auf steinigen Abhängen und Trockenwiesen. Genauere Angaben liegen über *C. Weldeni* von Adamovič vor (l. c.). Diese dürften übrigens auch größtenteils für *C. biflorus* Gültigkeit haben. *C. Weldeni* tritt nach diesem Autor in den Pseudomacchien, das sind immergrüne Buschwerke, auf, ferner in der Mischlaubstufe, die in Westdalmatien bis 350 m, in Süddalmatien bis 550 m über dem Meere reicht und aus härteren, immergrünen Holzpflanzen, wie *Juniperus Oxycedrus*, *Spartium junceum*, *Rhamnus Alaternus*, *Phylliea media* und *latifolia*, *Buxus sempervirens* etc. besteht. Hier wird er von *Salvia officinalis*, *Marrubium candidissimum*, *Satureja cuneifolia*, *Fritillaria tenella* und *F. neglecta* begleitet. Endlich tritt er in Kulturen von Feigen und Maulbeeren und in Weingärten, gemeinsam mit *C. dalmaticus* auf. Maw berichtet auch sein Vorkommen auf sonnigen Weiden.

C. biflorus und *C. Weldeni* sind im Bau der Knolle vollkommen gleich. Sie charakterisieren sich als typische Vertreter der „*Nudiflori*", deren Sproßbau besonders dadurch besser zu erkennen ist als bei *C. variegatus*, daß diese Arten meist 2- oder 3blütig, mitunter allerdings auch einblütig sind. Wie bei allen Vertretern der „*Nudiflori*" entspringen die beiden seitlichen Blütenstiele den Achseln der obersten Laubblätter, während der mittlere die terminale Sproßendigung darstellt. Die axillären Sprosse besitzen an ihrem Grunde noch ein kleines Schüppchen, welches dem tragenden Blatt opponiert steht. Eine Hülle an der Stengelbasis ist nicht vorhanden, dafür stehen unter dem Fruchtknoten zwei Hochblätter, von denen das äußere scheidenförmig, das innere lineal ist. Beide werden etwa 6.5 cm lang und reichen bis etwa 2.5 cm unter den Schlund der Blumenkrone. Die Knolle selbst ist abgeplattet und hat einen Durchmesser von ca. 1.5 cm. Sehr charakteristisch sind die Scheidenreste, welche die Knolle umhüllen. Sie sind papierartig, fast häutig, am Grunde quer abgeschnitten und leicht einreißend. Die Basishülle dagegen ist eine ebenfalls häutige, kleine Scheibe, die sich nach oben in 2—3 ebenfalls häutige Ringe mit glattem, aber ebenfalls leicht einreißendem Rand fortsetzt (Fig. 572).

Der Neutrieb wird von meist vier Scheidenblättern eingehüllt, deren Länge von außen nach innen, von etwa 1.5 auf 7.5 cm ansteigt. Die 4—5 Laubblätter sind zur Blütezeit etwa ebenso lang wie die Blüten, oder ragen etwas über diese heraus. Nach der Blütezeit verlängern sie sich bis auf 25 cm. Sie sind nur ca. 2 mm breit, wovon etwa ein Viertel auf den Kiel fällt. Für gewöhnlich sind sie ganz kahl, doch kommt es auch vor, daß sie am Blattrand gewimpert sind.

C. biflorus und *C. Weldeni* bringen im Januar bis März ihre mittelgroßen Blüten hervor, deren Einrichtung im wesentlichen mit derjenigen der verwandten Arten übereinstimmt. Bei *C. biflorus* ist die Perigonröhre etwa 10 cm lang und geht in einen kahlen oder leicht bärtigen, innen gelben Schlund über, der sich in die sechs etwa 4 cm langen und 6.5—8.5 mm breiten, länglich elliptischen, stumpfen Blumen-

kronabschnitte zerteilt. Diese sind weiß bis lila, jedoch auf der Innenseite nur selten violett, wobei beachtenswert ist, daß die Exemplare westlicher Herkunft blasser gefärbt sind als die der östlichen Standorte. Die äußeren Perigonabschnitte sind auf ihrer Außenseite bräunlichgelb überlaufen und mit 3—5 violetten Längsstreifen verziert. Die etwa 1.5 cm langen Staubgefäße werden von den Narben überragt. Die Staubfäden, die leicht flaumig behaart sind, sind etwas kürzer als die orangegelben bis goldgelben Antheren. Die orangegelben, kahlen Pollenkörner haben einen Durchmesser von 0.06 mm. Der Griffel des im ganzen bis 19 cm langen Stempels teilt sich etwa in der mittleren Antherenhöhe in drei orangerote Narbenschenkel, die ähnlich wie bei *C. versicolor* an den Rändern eingerollt sind, so daß sie im ganzen eine nach der Spitze zu sich verdickende Keulenform haben, jedoch nicht ganz zu einer Röhre, sondern nur zu einer Rinne geformt sind (Fig. 573). Am Ende sind sie ganzrandig oder nur schwach gelappt. Bei Bologna wird *C. biflorus* ausschließlich von Honigbienen besucht. (Nach Kirchner, Manuskript.) (Maw, 99, Hegi 67a.)

Die Blüten von *C. Weldeni* sind meist kleiner als die von *C. biflorus*. Ihre Blütenhülle besitzt eine weiße Perigonröhre und längliche, nach Maw (l. c.) rhombische Abschnitte. Diese sind innen im Schlund nicht gelb gefärbt und oberwärts weißlich. Die äußeren Abschnitte zeigen keine deutliche Längsstreifung, sind aber dafür zart purpurn oder bläulich überlaufen. Die weißen Staubfäden sind kahl und tragen zitronengelbe Antheren. Die Narbenäste gleichen denen von *C. biflorus*, sind jedoch gelbbraun. Biologische Beobachtungen liegen nicht vor.

Der Blütenstiel, der zur Blütezeit etwa 3.8 cm lang ist, streckt sich bis zur Fruchtreife auf 5—7.5 cm. Er trägt dann eine etwa 20 mm lange und 8.5 mm breite Kapsel. Die Samen sind, abgesehen von den Anhängen, fast kugelig und haben einen Durchmesser von rund 2.5 mm. Die Samenschale ist nach Maw leicht drüsig und gleich wie die Chalaza und Raphe bräunlichgelb gefärbt (Fig. 574).



Fig. 572. Ringförmige Knollenhülle von *Crocus biflorus*. (Nach Maw.)

Fig. 574. *Crocus biflorus*. Samen. (Nach Maw.)

Fig. 573. *Crocus biflorus*. Narbe. (Nach Maw.)

Auch diese beiden Arten, namentlich *C. biflorus*, werden gerne in Gärten gezogen. In England nennt man diesen, seiner Blütenfarbe wegen, Cloths of silver, aber auch Scotch crocus.

3. Gattung. **Hermodactylus Mill.**, Knollenschwertel.

9. H. tuberosus (L.) Salisb. Gemeine Knollenschwertel.

Diese in vieler Hinsicht höchst eigenartige Pflanze bildet eine eigene Gattung, steht aber doch der Gattung *Iris* sehr nahe. In vieler Hinsicht nähert sie sich *Iris reticulata*, z. B. im Bau der sonderbaren Knolle und der vierkantigen Blätter. Ihre Aufstellung als eigene Gattung stützt sich besonders auf den einfächerigen

Fruchtknoten. In bezug auf die Biologie weicht *Hermodactylus* jedoch so stark von allen anderen in Mitteleuropa vorkommenden *Iris*-Arten ab, daß eine vollständig gesonderte Besprechung ohnehin nötig ist.

Verbreitung und Standort. Das Vorkommen von *Hermodactylus tuberosus* in Mitteleuropa beschränkt sich allerdings auf einige Fundorte im südlichsten Teile des Gebietes, im Küstenland, da die Art ausgesprochen mediterran ist und daher nur dort auftritt, wo das besprochene Gebiet in dieses hereinragt und kein mitteleuropäisches Klima mehr besitzt. Das Areal erstreckt sich vom Balkan über das Mittelmeergebiet bis Süd-Frankreich, nach Fiori auch bis Arabien und nach Nord-Afrika. In unser Gebiet dringt *Hermodactylus* nur in Istrien und Küstenland vor, wobei er auch sonst nahe an dasselbe herantritt, da er schon bei Verona, Bergamo, Novarra usw. häufig vorkommt. In England und Irland ist er an einigen Stellen verwildert.

Gemäß der ostmediterranen Herkunft ist *Hermodactylus* ein Xerophyt, der, namentlich in nördlicherem Gebiet, viel Sonne und Wärme verlangt. In Italien kommt er allerdings außer auf Kulturland auch in waldigem Gelände und Buschwerk vor, doch ist da zu beachten, daß die Wälder des Mediterrangebietes sehr sonnig sind. Besonders wichtig ist aber gute Durchlässigkeit des Bodens. Stagnierende Feuchtigkeit verträgt er nicht. Trotz dieses Wärmebedürfnisses ist er auch im nördlicheren Gebiet bei Winterdeckung winterhart, sofern die Knolle tief im Boden liegt. Allerdings blüht er dann nur wenig.



Fig. 575. *Hermodactylus tuberosus*-Samen mit dem Ende des Keimblattes nach der Keimung, Längsschnitt; das Endosperm ist radial gefasert. (Original B.)

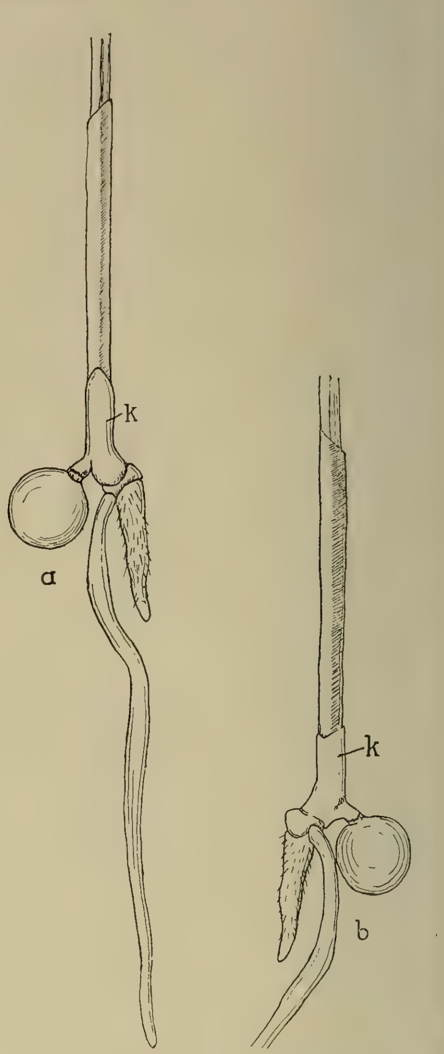


Fig. 576. a und b. Keimling von *Hermodactylus tuberosus*, *K* Keimblattscheide. (Original B.)

Keimung. Über den Zeitpunkt der Keimung wildwachsender Pflanzen von *Hermodactylus* liegen keine Angaben vor. Es ist jedoch aus der Analogie mit *Iris* anzunehmen, daß diese etwa gleichzeitig mit dem Beginn des Wachstums der älteren Pflanze zusammenfällt. Der Samen liegt sehr lange im Boden, bevor die Keimung eintritt. Im botanischen Garten in Graz ausgesäte Samen lagen ein Jahr in der

Erde, bevor sie aufgingen. Der fleischige Anhang des Samens ist in dieser Zeit natürlich längst verschwunden, der Samen vollständig kugelförmig. Der Keimling erinnert stark an den von *Romulea*, zeigt aber im Ansatz des Keimblattstielchens deutlich die Zugehörigkeit zu *Iris*. Sofort erkennbar ist er jedoch durch das Laubblatt, welches schon am Keimling die charakteristische, vierkantige, scharfgespitzte Stilettform besitzt. (Das ähnliche Blatt von *Iris reticulata* ist stumpfer.) In dem, durch die harte Samenschale selbst im vorgeschrittenen Stadium der Keimung noch ziemlich festen, kugelförmigen Samen liegt die Spitze des Keimblattes (Fig. 575), die zu einer dicken Keule ausgebildet ist und den größten Teil des Längsschnittbildes erfüllt. Ihre Epidermis besteht aus einem großzelligen Absorptionsgewebe. Durch das ganze keulenförmige Organ zieht sich ein starker gerader Gefäßstrang, der ziemlich genau in der Symmetrieachse liegt und an der Stelle, die entwicklungsgeschichtlich als die Spitze des Organes angesprochen werden muß, bis fast an die Epidermis reicht. Zu der Zeit, in der das Laubblatt bereits entwickelt ist, ist das Endosperm schon stark entleert und hat durch Kollaps und Zerreißung von Zellen ein radial-blättriges Aussehen. Die Testa ist an der Durchtrittsstelle des Keimblattes etwas nach außen aufgerandet. An das keulenförmige Saugorgan schließt sich ein kurzes (meist etwa 1 mm langes) zylindrisches Stielchen an und dieses schließt sich seitlich an die Keimblattscheide an. (Fig. 576.) Die Keimblattscheide ist ein röhrenförmiges, oben etwas schräg abgestutztes, unten häufig etwas gekrümmtes Gebilde von weißer Farbe. Oberhalb der Insertion der Keimwurzel ist sie leicht bauchig aufgetrieben. Das Stielchen des Keimblattes ist etwa am Ende des untersten Drittels angesetzt, das ist an der Stelle, an der die Seitwärtskrümmung des untersten Teiles beginnt. Der ziemlich parallelwandig röhrenförmige obere Teil ist also das Produkt eines seitwärts von der Spitze liegenden Vegetationsscheitels, ähnlich wie dies bei den schwertförmigen Blättern von *Iris*-Arten festgestellt wurde. (Vergleiche Goebel 62.) Nur der unterste meist mehr oder weniger horizontal gebogene Teil der Keimblattscheide ist primär entstanden. Der fleischigeren Basis der Keimblattscheide entspringt, etwas seitlich angesetzt, die Keimwurzel, die sich gleich nach ihrem Austreten scharf nach unten wendet. Sie ist oft nur kurz und wird bald durch Adventivwurzeln ergänzt. Sowohl die Keimwurzel, wie auch die bald entstehenden Adventivwurzeln sind ihrer ganzen Länge nach dicht von langen Wurzelhaaren bedeckt, so daß sie direkt rostig aussehen. Aus der Keimblattscheide ragt ein mehrere Zentimeter langes, schräg abgeschnittenes Scheidenblatt hervor. Dieses ist hautartig, durchscheinend weiß und durch das in ihm steckende vierkantige Laubblatt ziemlich deutlich nach vier Seiten abgeplattet, ohne jedoch scharfe Kanten zu zeigen. Das nächste Organ ist bereits ein vollkommen normal ausgebildetes vierkantiges Laubblatt, das einzige der ersten

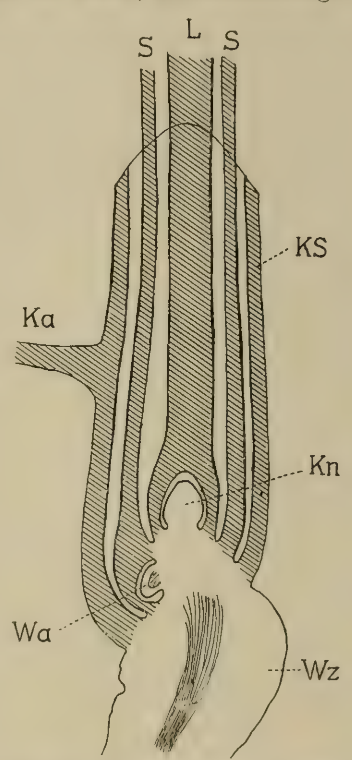


Fig. 577. *Hermodactylus tuberosus*, schematisierter Schnitt durch die Basis eines Keimlings. L Laubblatt, S Scheidenblatt, KS Keimblattscheide, Ka Keimblattansatz, Kn Triebknospe, Wz Keimwurzel, Wa Anlage einer Adventivwurzel. (Original B.).

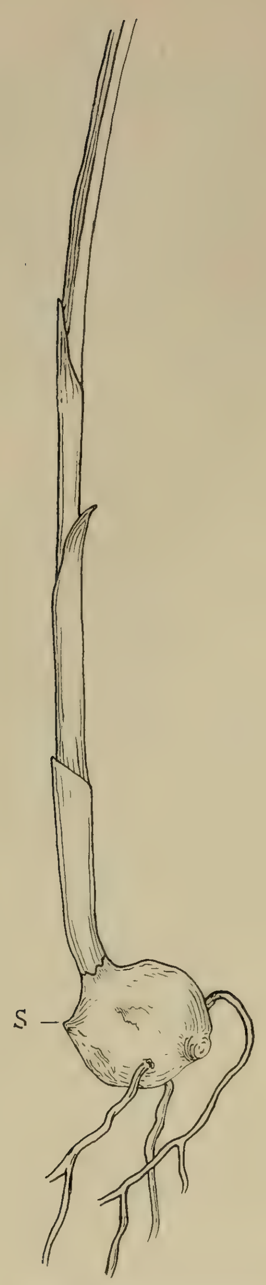


Fig. 578. *Hermodactylus tuberosus.* Knolle und Scheidenblätter eines jungen Erstarkungszustandes. Bei S war die Spreite des vorjährig. Laubblattes, dessen Scheide die Knolle umhüllt und seitlich vom neuen Sproß durchbrochen wurde. (Original B.)

Vegetationsperiode, welches sich vom Laubblatt der entwickelten Pflanze nur dadurch unterscheidet, daß es in allen Teilen viel zarter ist. Es erreicht eine ziemliche Länge, die aber je nach der Lage beträchtlichen Schwankungen unterliegt. Der Längsschnitt durch die Basis der Blattorgane (Fig. 577) zeigt, daß das Laubblatt die Spitze eines kurzen gedrungenen, schiefen Grundachsenkegels einnimmt, an dessen Mantelfläche ringsherum das Scheidenblatt inseriert ist. Dieser Grundachsenkegel entspringt an der Insertionslinie der Keimblattscheide und ist auch das Bildungsorgan der Adventivwurzeln, die sich infolgedessen durch die Keimblattscheide durchbohren müssen. Das Laubblatt, welches in dem vom Scheidenblatt umhüllten Teil nach unten zu sich allmählich verjüngt, wird unmittelbar über der Basis wieder plötzlich dicker. In diesem untersten Teil besitzt es einen kleinen, niedrigen Hohlraum, welcher die in seinem Innern liegende terminale Vegetationsspitze für den nächstjährigen Trieb eng umhüllt. Der unterste Teil des Laubblattes ist gelb gefärbt. (B.)

Im Laufe der ersten Vegetationsperiode wächst dann die Grundachse zu einer Knolle heran, und zwar in der Weise, daß die Knospe für den nächstjährigen Trieb tief im Gewebe der Knolle versteckt, von dieser fast vollständig umwallt wird. Nur die Spitze der Knospe steht aus ihr vor. In der Zeit der ersten Winterruhe ist die Knolle dann eine fast vollkommene Kugel, die von einer braunen häutigen Hülle vollständig eingeschlossen wird und mit dieser zum großen Teil auch fest verwachsen ist. Die Wurzeln sind gänzlich verschwunden, ebenso alle vorstehenden Blattteile. Noch während der Vegetationsruhe entwickelt sich an der Basis der Verjüngungsknospe ein Kranz von Wurzeln, die schließlich durch das Knollengewebe ihren Weg in die Erde durchbrechen. (B.)

Erstarkung: Im zeitigen Frühling wächst nun der neue Trieb heraus, indem er sonderbarer Weise etwas seitlich von der Spitze des Hüllblattes, die allerdings nur durch den Faserverlauf und einen kurzen Zipfel erkennbar ist, durchbricht. Dieser seitliche Durchbruch kommt dadurch zustande, daß die Knolle nicht wie bei *Crocus* mehr oder weniger radial ausgebildet ist, sondern stark einsymmetrisch verzogen erscheint. Der neue Trieb entwickelt in der Regel drei Scheidenblätter, stets aber nur ein Laubblatt, welches dafür ziemlich lang werden kann. (Fig. 578). Die Wurzeln der erstarkenden Pflanze sind verzweigt und reichlich der ganzen Länge nach mit Wurzelhaaren versehen. Das Laubblatt ist bereits voll entwickelt, bevor noch die Knolle ihrer ganzen Reservestoffe beraubt ist. In diesem Stadium, also vor Ausbildung der Knolle für das nächste Jahr, ist

nur der obere Teil des Knollengewebes weich und entleert, die unterhalb des Triebes liegenden Teile sind noch dicht mit ovalen exzentrisch geschichteten und häufig verzwillingten Stärkekörnern erfüllt und fest. (Fig. 579.) Alle Teile der Knolle sind reichlich von großen Kristallnadeln durchsetzt, ebenso die etwas verdickten, ebenfalls stärkeführenden Basen der Scheidenblätter. Der obere Teil der Scheidenblätter ist mehr oder weniger hautartig, an der Spitze sehr schief abgestutzt. Die äußerste Scheide ist am kürzesten, höchstens 2 cm lang; sie ist am wenigsten abgeschrägt. Sie schützt den Trieb beim ersten Vorbrechen in die Erde. Hat sie ihre höchste erreichbare Länge erreicht, so übernimmt für das nächste Stück die zweite und endlich, schon über dem Erdniveau, die dritte Scheide den Schutz des jungen Laubblattes, ganz analog wie bei *Crocus*. (B.)

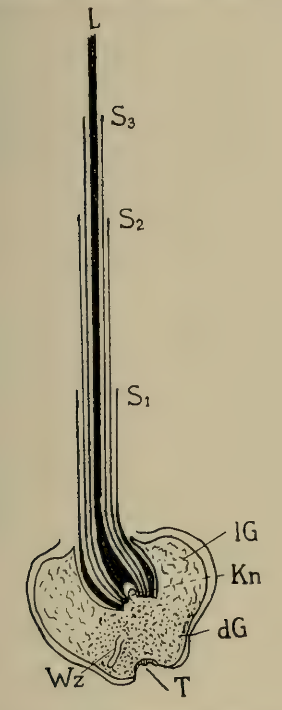


Fig. 579. *Hermodactylus tuberosus*, Längsschnitt durch die Knolle einer erstarkenden Pflanze; T Trennungsgewebe, dG noch dichtgefülltes Knollengewebe, l G zum größten Teil entleertes Reservestoffgewebe, Kn neue Knospe, S_1—$_3$ Scheidenblätter, L Laubblatt, Wz junge Wurzel. (Original B.)

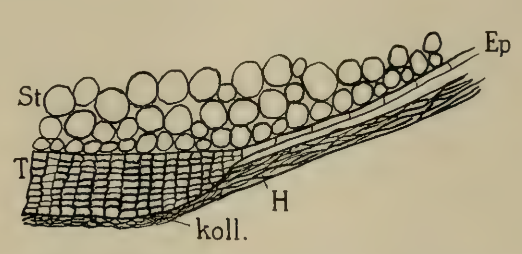


Fig. 580. *Hermodactylus tuberosus.* Randpartie des Trennungsgewebes an der Knollenbasis, schematisierter Schnitt. H Hülle, Koll. kollabierte Gewebsreste, T Trennungsgewebe, Ep Epidermis, St Stärkegewebe der Knolle. (Original B.)

Fig. 581. *Hermodactylus tuberosus.* Vereinfachter Schnitt durch die Laubblattbasis aus Fig. 579; Kn Knospe, B Laubblatt, S_3 innerstes Scheidenblatt. (Original B).

Ganz ähnlich sehen die Erstarkungszustände der nächsten Jahre aus, die gleichfalls stets nur ein Laubblatt und meist drei, später vier Scheidenblätter ausbilden. Nur verliert die Knolle bei zunehmendem Alter die Kugelform und wird mehr und mehr langgestreckt. Die Narbe an der Abbruchstelle der nächstälteren Knolle ist stets durch ein wohlausgebildetes vielschichtiges Trennungsgewebe verschlossen. (Fig. 580.) (B.)

Im Längsschnitt durch die Blattbasis eines Erstarkungssprosses (Fig. 581) ist bei genauer medianer Schnittführung zu erkennen, daß die Scheiden an der dorsalen

Seite dicker sind, als an der ventralen. Das ventral gelegene Laubblatt sitzt mit etwas verbreiterter, trichterförmiger Basis rings um den Vegetationskegel auf, und besitzt hier einen winzigen, flach halbkugeligen Hohlraum, der sich eng über den Vegetationskegel schmiegt. Von der Mitte etwas gegen die ventrale Seite hin verschoben läuft dieser Hohlraum des Blattes in ein winziges Spitzchen aus, das sich noch eine kurze Strecke in einen strichförmigen Spalt nach oben verlängert. Der ganze übrige Teil des Blattes ist zu einem kompakten, weiter oben im Zentrum hohlen Gewebe zusammengeschlossen. Der zentrale Hohlraum im oberen Teil des Laubblattes ist also eine sekundär entstandene Gewebslücke und nicht die Verlängerung der Scheidenhöhle. (B.)

Die Knolle. Da *Hermodactylus* häufig nicht blüht — in unseren Breite sogar beinahe niemals, obwohl er bei genügend tiefer Lage der Knolle ohne weiteres den Winter überdauert —, bildet die Knolle meist nur einige Scheidenblätter und ein langes Laubblatt in jeder Vegetationsperiode aus. Gegen Ende der Vegetationsperiode findet man dann nur eine etwas gekrümmt keulenförmige Knolle (Fig. 582.). Diese ist von einer rötlichbraunen Haut überzogen, die entweder nur oberhalb des dicken Endes der Knolle und eventuell auch seitlich von einem hellern Spitzchen durchbrochen wird, oder aber längs fast der ganzen Oberseite aufgeschlitzt erscheint. Nahe dem spitzeren Ende erhebt sich von 2—3 (—4) häutigen Scheiden eingehüllt, das vierkantige Laubblatt. Alle Scheidenblätter verlängern sich nach unten in absterbende braune Hüllen, welche die Knolle an der Ursprungsstelle der Blattorgane umgeben. Wurzeln sind in diesem Falle keine mehr zu entdecken, die Knolle schickt sich bereits zur Sommerruhe an. Wird die Knolle jedoch etwas früher dem Boden entnommen, so findet man noch ältere Knollen mit der jungen in Zusammenhang, was übrigens bei trockenem, daher die Verrottung der toten Gewebe verlangsamendem Boden stets der Fall ist. Fig. 583 stellt eine derartige Knollenkette dar. K_1 ist eine 2jährige Knolle, die zwar noch nicht verrottet, aber doch schon sehr stark geschrumpft ist, an dem K_2 zugewendeten Ende sind deutlich Reste von Wurzeln zu erkennen. Vermutlich hat diese Knolle im folgenden Jahre eine Blüte getrieben, wobei, wie weiter unten beschrieben wird, zwei (oder mehrere) neue Knollen, K_2 und K_2' ausgebildet werden. Eine derartige Verzweigung aus der terminalen (Verjüngungs-)Knospe kann übrigens auch ohne Ausbildung eines Blütenstengels erfolgen, ist aber in diesem Falle nicht die Regel. K_2 und K_2' sind also die vorjährigen Knollen. K_2' scheint ohne auszutreiben abgestorben zu sein, hingegen brachen aus dem Ende von K_2 zu Beginn der gegenwärtigen Vegetationsperiode Wurzeln und der die neue Knolle K_3 bildende Sproß durch.

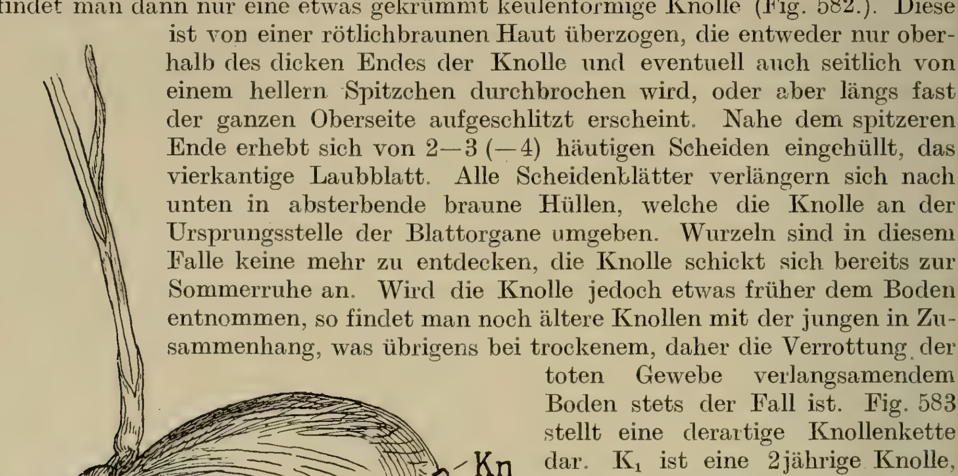


Fig. 582. Nicht blühfähige Knolle von *Hermodactylus tuberosus*. Kn Verjüngungsknospe, Kn' Vermehrungs-(Reserve-)Knospe. (Original B.)

Zwar wurde die *Hermodactylus*-Knolle von Planchon (113) beschrieben und abgebildet, doch sind in dieser Beschreibung noch viele Unklarheiten, wie auch die gegebenen Abbildungen keinen vollen Aufschluß geben. Die folgende Beschreibung stützt sich daher auf neue Untersuchungen an Material, welches mir teils von Herrn Hofrat Prof. Dr. Fritsch, Botanischer Garten Graz, teils aus Florenz von Herrn Prof. Dr. Pampanini und endlich von Herrn Dr. Lemperg, Hatzendorf (Oststeiermark) zur Verfügung gestellt wurde. Es sei mir daher gestattet, diesen Herren auch an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen.

Nach vollendeter Ausbildung der neuen Knolle an einem nicht blühenden Trieb, wie er in Fig. 583 dargestellt ist, findet man das Ende der vorjährigen Knolle

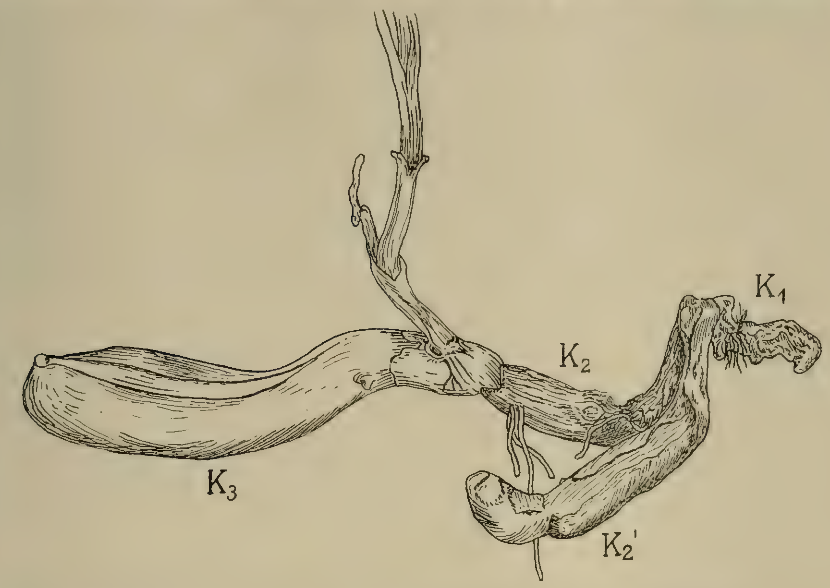


Fig. 583. *Hermodactylus tuberosus*, drei zusammenhängende Jahrgänge von Knollen. Die älteste Knolle K_1 brachte im nächsten Jahre einen blühenden Sproß, deshalb erfolgte Teilung in K_2 und K_2', K_3 die Knolle des gegenwärtigen Sprosses. (Original B.)

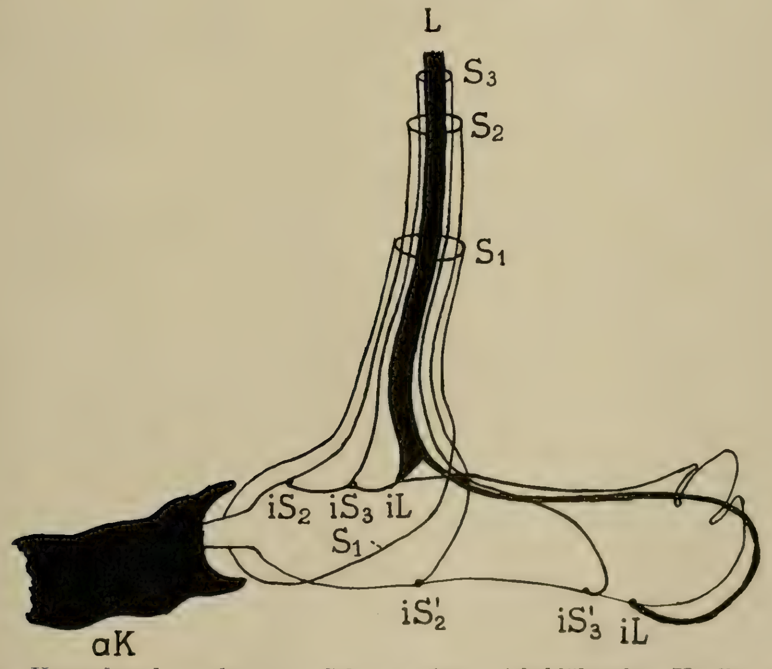


Fig. 584. *Hermodactylus tuberosus.* Schema einer nichtblühenden Knolle mit ihren Scheiden (S_1—S_3) und dem Laubblatt (L). Die Linien deuten an, wie weit die einzelnen Blattorgane mit der Basis die Knolle umfassen. ak vorjährige Knolle. (Original B.)

becherartig ausgehöhlt und aufgetrieben. In der becherförmigen Höhlung beginnt die neue Knolle mit einem dünnen, konischen, etwas nach aufwärts gerichteten Spitzchen, an dessen Basis eine kurze Scheide sitzt, die stark zerrissen und bereits teilweise vermodert ist (Fig. 584). Dieser „Stiel" ist ebenso lang wie der Becher, in welchem er steckt, tief ist. Das Scheidenblatt an seiner Basis hingegen wird von der Knolle nur am unteren Teil gesprengt, während der obere Teil die äußerste der röhrenförmigen häutigen Hüllen des Laubblattes bildet, die als erste den Weg durch den Erdboden bahnte. Der Knollenstiel geht plötzlich in den Hauptteil der Knolle über, indem sich diese unvermittelt halbkugelig verdickt, um dann nurmehr allmählich gegen das Ende dicker zu werden. Dieser zweite Teil der Knolle verläuft in der Regel zunächst mehr oder weniger horizontal und wendet sich dann meist wieder etwas abwärts, um schließlich wieder horizontal zu verlaufen, so daß die Knolle etwa die Form eines sehr flachen liegenden S aufweist. An der Stelle des abwärts gewendeten Knickes steht, von Scheidenblättern umgeben, das einzige Laubblatt. Diese Blattorgane sind jedoch nicht am Krümmungsscheitel der Knolle inseriert, sondern umfassen diese mit ihren Insertionslinien und werden von ihr nacheinander durchbrochen. (Fig. 585.) Das erste Scheidenblatt (S_1), welches an der Ursprungsstelle der Knolle steht, ist auch das erste, welches bei deren Heranwachsen gesprengt wird, nachdem es sich nur um ein geringes erweitert hat. Die zweite Scheide (S_2) ist längs einer Linie inseriert, die zunächst entlang der Ansatzstelle des dicken Knollenteiles abwärts verläuft, dann aber am unteren Viertel sich nach vorne wendet und schließlich die Knolle in einem flachen Bogen unten umfaßt. Die Anheftungslinie des dritten Scheidenblattes (S_3) beginnt auf der

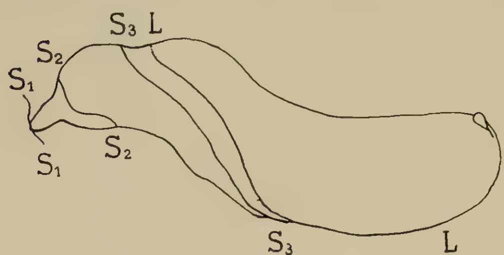


Fig. 585. Schema der Insertionslinien der Blattorgane an der Knolle von *Hermodactylus tuberosus.* Bezeichnung wie in Fig. 584. (Original B.)

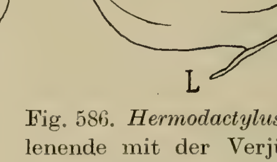


Fig. 586. *Hermodactylus tuberosus.* Knollenende mit der Verjüngungsknospe in Längsschnitt. Bei L Ansatz der Laubblattbasis. (Original B.)

Oberseite etwas vor der Mitte des ersten horizontalen Knollenteiles und verläuft, von seitwärts gesehen, in einem schwach gewölbten Bogen schräg nach unten und gegen das Knollenende zu und erreicht die Unterseite der Knolle etwa an ihrer halben Länge. Diese beiden Scheidenblätter bauchen sich unter dem Einfluß der heranwachsenden Knolle bereits viel stärker aus, so daß ihre Reste doch ein ziemlich bedeutendes Stück der Knolle umschließen. Wenige Millimeter von der Anheftung des dritten Scheidenblattes entfernt, und dieser ungefähr gleichlaufend liegt die Insertionslinie des Laubblattes. Dieses folgt mit seinem hohlen Teil jedoch der ganzen Knolle im Wachstum, so daß diese vom Scheidenteil des Laubblattes bis auf das Spitzchen der Verjüngungsknospe eingehüllt wird, oder aber dieser platzt an der Oberseite der Knolle längs der Medianebene und läßt einen schmalen Streifen von der weißen Knolle sehen. Auf der Unterseite der Knolle ist das Laubblatt fast in der ganzen Knollenlänge, bis unter die Endrundung mit ihr fest verwachsen. Die Achse des Sprosses hat demnach nach der Entwicklung der Blattorgane eine Streckung und Verdickung erfahren, bei der besonders das zweite Internodium,

zwischen dem 2. und 3. Scheidenblatt und der Endteil oberhalb des Laubblattes beteiligt ist. Die Endknospe des Triebes, die unter dem Laubblatt eingeschlossen liegt, wird durch das Knollenwachstum meist aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben und tritt an das keulenförmige gerundete Ende der Knolle. Dabei wird sie jedoch noch vom Gewebe der Knolle umwallt, so daß sie in deren Tiefe verborgen liegt und von außen nur als ein kleiner vorstehender Höcker zu erkennen ist. (Fig. 586.) Häufig treten solche Höcker auch in den Flanken der Knolle auf. Es sind dies dann kleinere Vermehrungsknospen, die in den Achseln der Scheidenblätter ihren Ursprung haben.

Am Ende der Vegetationsperiode sind in der Knospe erst wenige Blattorgane angelegt, aus denen sich später die Scheidenblätter entwickeln. Eine Querschnittserie, die senkrecht zur Knospenachse durch das Knollenende geführt wird (Fig. 587),

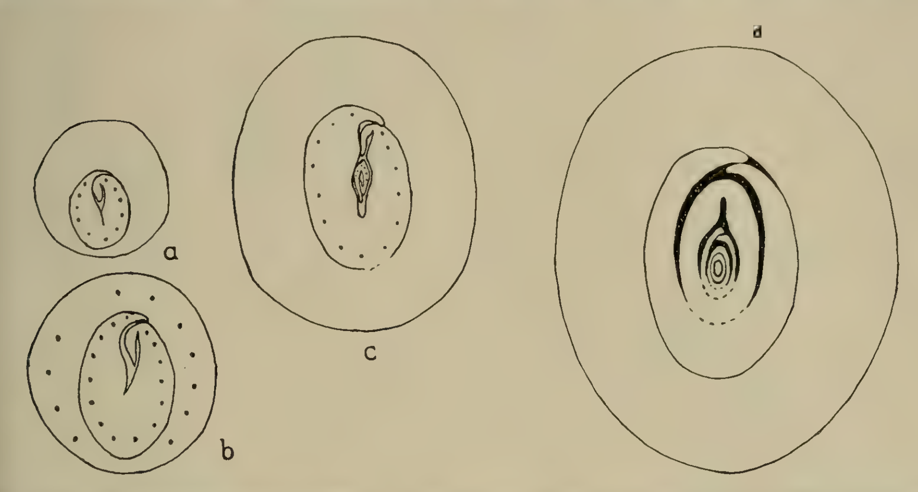


Fig. 587. *Hermodactylus tuberosus.* Vereinfachte Querschnitte durch die Verjüngungsknospe im Knollenende. a nächst der Spitze, d nächst der Basis, b, c Übergänge. (Original B.)

zeigt nun, daß diese Organe nicht schon als geschlossene röhrenförmige Gebilde, als die sie im erwachsenen Zustand erscheinen, angelegt werden, sondern daß die Ränder übereinander gerollt liegen, indem ein Blattrand eingeklappt liegt und der andere über diesen Einschlag hinweggreift und sich der Außenseite fest anlegt. (B.)

In diesem Stadium beginnt die Ruheperiode, die eigentlich als Sommerruhe zu bezeichnen ist, da in südlichen Breiten schon im Dezember die neue Vegetationsperiode beginnt. Die Wurzeln und die oberirdischen Teile sterben rasch ab, so daß die Knolle von der Außenwelt vollkommen isoliert im Boden liegt. Dennoch ist die Ruhe nur eine äußerliche. Im Innern geht, selbst wenn die Knolle aus der Erde genommen wurde, die weitere Ausbildung der Knospe vor sich, die sich bedeutend vergrößert, ohne daß dies äußerlich bemerkbar wird, da stets nur das Spitzchen des äußersten Scheidenblattes hervorsteht. Sie entwickelt sich vielmehr nach der Breite, wobei immer mehr vom Gewebe der Knolle beiseite gedrängt wird. Vor Beginn der neuen Vegetationsperiode zeigt die Knospe nach Abpräparieren der einhüllenden Knollenteile das Bild von Fig. 588. Die in Anlage fast horizontale Lage hat sich durch besonders starke Entwicklung des Achsenteiles in der Horizontalen aufgerichtet, sodaß die Knospe nun annähernd vertikal steht. Unter ihr ist dabei ein kleiner Hohlraum freigeblieben, in welchem sich nun die jungen Wurzeln zeigen. Diese entspringen also aus der Grundachse des neuen Triebes, müssen aber

erst das Gewebe der vorjährigen Knolle durchbrechen, um in die Erde zu gelangen, weshalb sie dem Ende der vorjährigen Knolle zu entspringen scheinen.

Den Schnitt durch eine derartige, blühfähige Triebknospe zeigt Fig. 589. Die Grundachse hat sich gegenüber dem Ende der vorigen Vegetationsperiode bedeutend vergrößert und ragt nun als weiter Vorsprung in den Hohlraum der vorjährigen Knolle. An der Stelle, an der sie gegen die alte Knolle begrenzt ist, entspringen die zahlreichen Wurzeln in mehreren Reihen. Ihre Oberseite bildet eine flache Wölbung, der die Anlagen der Blattorgane entspringen. Man kann im abgebildeten Falle deutlich 7 Blattorgane erkennen, was bei blühbaren Trieben die Regel ist. Im Zentrum der Anlagen steht die Blütenknospe, an der deutlich drei um einen zentralen Vegetationskegel angeordnete Blattanlagen zu erkennen sind. (Fig. 589a.)

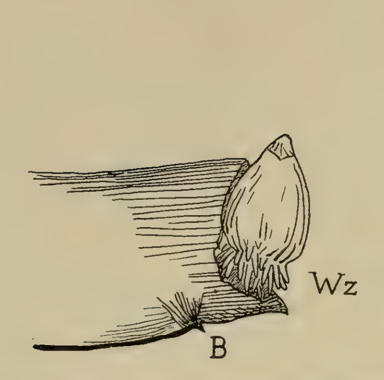


Fig. 588. *Hermodactylus tuberosus.* Freipräparierte Verjüngungsknospe kurz vor dem Austreiben. B Ansatz der Knollenhülle (Laubblattbasis). Wz Wurzelanlagen. (Original B.)

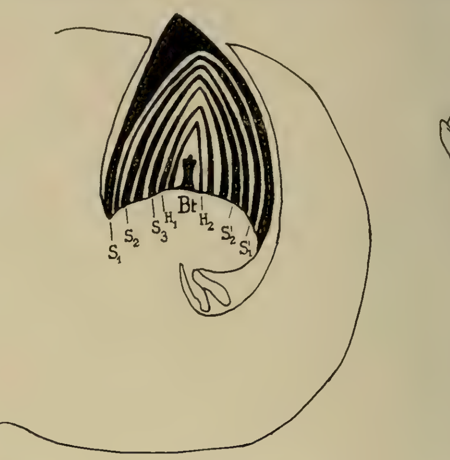


Fig. 589. *Hermodactylus tuberosus.* Vereinfachter Längsschnitt durch die blühfähige Endknospe vor dem Austreiben. Bt Blütenanlage, in a vergrößert. H_1 H_2 Hochblätter, übrige Bezeichnung entsprechend Fig. 590. (Orig. B.)

Diese Blütenanlage steht bereits auf einem kurzen Stielchen und ist der terminale Abschluß des Triebes. Die Blattanlagen stehen jedoch nicht in ½-Stellung, sondern besonders am 3. und 4. Blatt (S_2 und S_2') wird ihre Verdrehung gegenüber der Mediane auffallend, indem jedes dieser beiden Blätter, gegen die Mediane um etwa 90^0 verschoben, eine Axillarknospe trägt, so daß diese Knospen zu beiden Seiten des Triebes annähernd symmetrisch gelagert sind. (B.)

Mit Eintreten des Wachstums verlängert sich die Grundachse in der Weise, daß die beiden innersten Blattorgane (H_1 H_2) zu Hochblättern am Stengel werden. Der auf sie folgende Achsenteil erfährt die stärkste Streckung und wird zum Schaft. (Fig. 590.) Die übrigen Internodien hingegen bleiben relativ kurz. Aus den beiden äußersten Blattanlagen werden zwei kleine Scheidenblätter (S_1, S_1'), die bald vom heranwachsenden Trieb zur Seite gedrängt werden. Die beiden nächsten Blätter hingegen entwickeln sich zu mächtigen Scheiden (S_2, S_2'), die alle übrigen Organe einschließen. S_3 endlich bildet eine kürzere röhrige Scheide, die nur den Blütenschaft umfaßt. Aus den Axillarknospen der beiden Scheidenblätter S_2 und S_2' entwickeln sich endlich die beiden der Erhaltung des Stockes dienenden Verjüngungstriebe. Jeder dieser beiden Triebe besitzt ein oder mehrere Scheidenblätter und ein Laubblatt. Ihre Achsen jedoch dehnen sich bald aus und werden zu zwei neuen Knollen in der bereits geschilderten Form. Beide Blatt-

organe machen zunächst in ihrer Basis das Wachstum der neuen Knolle mit, bald aber durchbricht diese die Basis des Scheidenblattes und nur mehr die Laubblattbasis bildet, wie oben beschrieben, eine häutige bräunliche Hülle, aus der endlich das Spitzchen der neuen Verjüngungsknospe vorbricht. Auf diese Art entstehen normal aus jeder blühfähigen Pflanze zwei Stöcke, während der Mutterstock seinen

Fig. 590. *Hermodactylus tuberosus*, A Schema einer blühenden Pflanze. aK alte Knolle, Wz Wurzeln, S_1 S_1' die kurzen äußersten Scheidenblätter des Neutriebes. S_2 S_2' die beiden Hauptscheiden des Neutriebes, aus deren Achseln die neuen Knollen (Seitensprosse) entspringen. S_3 Basisscheide des Blütenschaftes (Bt), S_1 S_1' Scheidenblätter der Seitensprosse, L L' Laubblätter. (Orig. B.) B Knolle mit Blütensproß. (Orig. B.)

Abschluß in der terminalen Blüte findet. Bei besonders günstigen Verhältnissen können aber auch drei, selbst vier neue Knollen entwickelt werden, die dann handförmig auseinanderweichen. (B, 113.)

Es kann jedoch auch schon an jungen Pflanzen der Fall eintreten, daß die Ausbildung einer Blüte unterbleibt und dennoch die Knolle keine terminale Verlängerung erfährt, sondern ebenfalls axilläre Seitenknollen ausgebildet werden, die aber fest zusammenhängen, so daß sie wie e i n e Knolle mit zwei Endigungen aussehen. (Fig. 591.) Jede der beiden Seitenknollen bildet für sich eine Endknospe aus, die im nächsten Jahre zu einem Trieb mit 3—4 Scheidenblättern und einem Laubblatt heranwächst. Endlich konnte ich auch den Fall beobachten, daß, ohne

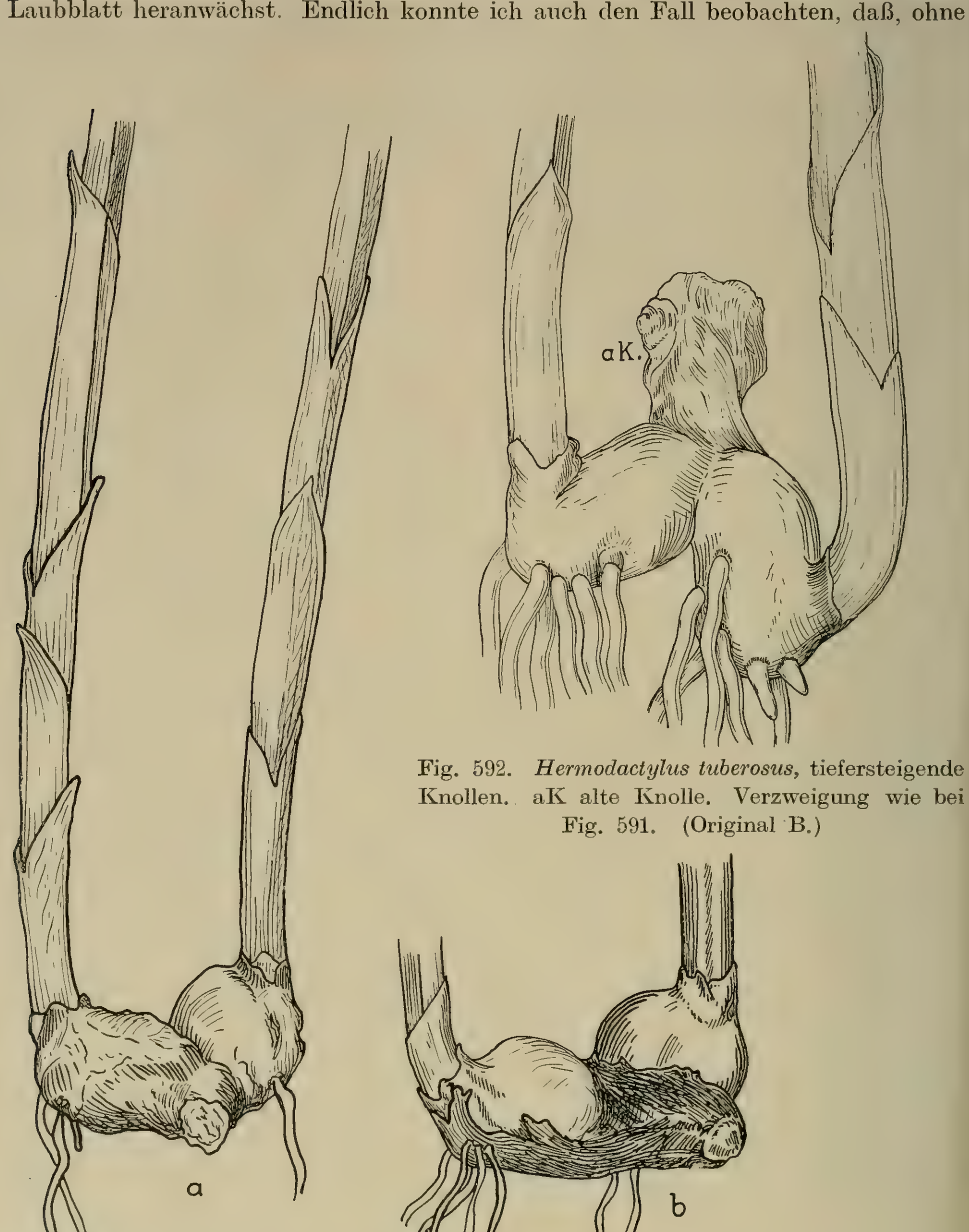


Fig. 592. *Hermodactylus tuberosus,* tiefersteigende Knollen. aK alte Knolle. Verzweigung wie bei Fig. 591. (Original B.)

Fig 591. a und b. *Hermodactylus tuberosus.* Verzweigung der Endknospe ohne Entwicklung eines Blütenschaftes. (Original B.)

einen längeren gemeinsamen Teil zwei nur an der Basis vereinigte Knollen aus der Spitze der nächstälteren Knolle hervorbrachen. Es scheint, daß in diesem Falle die Knollen schon aus den Achseln der beiden ersten Scheidenblätter stammten. (Fig. 592.) Diese Zweiteilung der Knollen dürfte m. E. in zwei Fällen eintreten. Zunächst, was wohl bei alten Knollen der Fall sein dürfte, kann die Blüte wie gewöhnlich angelegt worden sein, aber infolge ungünstiger Lebensbedingungen nicht zur Entwicklung gelangen. In diesem Falle ist also eine weitere terminale Verlängerung des Sprosses unmöglich und es muß zur Ausbildung axillärer Seitenknollen kommen. Bei jungen Pflanzen hingegen wäre die Möglichkeit einer Verletzung des Scheitels möglicherweise als Ursache anzunehmen, da dann gleichfalls nur mehr Seitentriebe zur Entwicklung kommen können. Wie allerdings diese Verletzung oder vielleicht nur Verkümmerung entstanden zu denken ist, müßte erst untersucht werden. An dem mir verfügbaren Material konnten derartige Untersuchungen leider nicht mehr angestellt werden (B.)

Fig. 592 ist jedoch auch noch in anderer Hinsicht höchst bemerkenswert. Rimbach (**157**) gibt an, das Stammorgan von *Hermodactylus* wachse horizontal und werde von Zugwurzeln in die Tiefe befördert. Ich glaube diese Ansicht unbedingt bestreiten zu müssen. Um ein so großes, flach im Boden liegendes (und noch dazu in einem trockenen Boden) Organ tatsächlich in der kurzen verfügbaren Zeit bis zum Heranwachsen der neuen Knolle, in eine wesentlich tiefere Lage zu befördern, müßten schon sehr kräftige Zugwurzeln ausgebildet werden. Hingegen beobachtete ich selbst an jungen, noch nicht sehr tief im Boden liegenden Exemplaren stets nur dünne glatte Wurzeln. Eine Kontraktion dieser zarten Wurzeln wäre m. E. nur imstande, die Knolle in ihrer Lage zu fixieren, aber nicht sie tiefer zu ziehen. Im übrigen ist ja auch für gewöhnlich die Stellung der Knolle keine absolut horizontale, was schon aus Fig. 583 und 585 hervorgeht. Die Krümmungen der Knolle sind derart, daß an ein zufälliges oder gar zwangsläufiges Emporwachsen gar nicht gedacht werden kann, ausgenommen natürlich bei Vorhandensein eines mechanischen Hindernisses. Es besteht also die Notwendigkeit einer Vertiefung lediglich für junge, noch oberflächennahe Exemplare oder für solche, die durch äußere Einflüsse wieder näher an die Oberfläche gerückt wurden. Daß derartige Knollen aber durchaus nicht horizontal verlaufen, ist eben in Fig. 592 höchst auffallend. Die dargestellte Pflanze ist ein noch junges Exemplar, welches noch nicht die nötige Tieflage erreicht hat. Es ist nun deutlich zu erkennen, daß sowohl die zweitvorjährige, wie auch die beiden vorjährigen Knollen in scharfer Krümmung in die Tiefe streben, so daß ein stufenweises Absteigen der Pflanze um gut 2 cm jährlich erfolgte. Man wird lebhaft an die Verhältnisse bei der *Gloriosa*-Knolle erinnert. Somit ist das Absteigen der Pflanze auch ohne Annahme kontraktiler Wurzeln ohne weiteres verständlich. Nur die Keimpflanze scheint tatsächlich durch kräftige Wurzelkontraktion in die Tiefe gebracht zu werden (B.).

Durch diese eigenartige Form der Knolle ist also eine weite Bewegungsmöglichkeit der Pflanze gegeben. Ist die vertikale Ortsveränderung der Knolle auch meist nur an jungen Exemplaren nötig, so ist für die erwachsene Pflanze die Ortsveränderung im gleichen Niveau dafür umso wichtiger. Denn die Verdoppelung oder gar Verdreifachung der Knolle eines blühenden Exemplares würde sehr bald zu einer kompakten Knollengesellschaft führen, die jedes einzelne Individuum in der Entwicklung hindern würde. Die Ernährungsfrage spielt jedoch dabei sicher nur eine sehr untergeordnete Rolle, da der Boden der bevorzugten Standorte gut aufgeschlossen und wenig ausgenützt sein dürfte. Es ist also nur das Bestreben nach Ausbreitung, welches die starke Wanderung der Pflanze nötig macht. Da die Knollen in der Regel mindestens 3 cm lang werden, ist die jährliche Wanderung eine ganz bedeutende, wie dies bei Knollen nur sehr selten vorkommt. (B.)

Das **Blatt.** Wie im Bau der Knolle, ist *Hermodactylus* auch in bezug auf das Blatt höchst eigenartig. Schon die Tatsache, daß die nicht blühende Pflanze alljährlich nur ein Laubblatt entwickelt, ist auffallend. Ob das Exemplar nun schwächlich und jung ist oder eigentlich längst im blühfähigen Alter, erkennt man nur aus der Länge und Stärke des Laubblattes, welches mit zunehmender Erstarkung der Pflanze kräftiger und länger wird. Auf diese Art schwankt die Länge des Blattes von etwa 30 bis über 70 cm.

Während die Scheidenblätter durchweg zarte häutige Gebilde von röhrenförmiger Gestalt sind, die nur an der Spitze verstärkt und etwas unterhalb derselben schräg aufgeschlitzt sind, ist das Laubblatt außerordentlich stark mechanisch gefestigt, was bei der oft bedeutenden Länge desselben auch sehr wichtig erscheint. Immerhin genügen die mechanischen Elemente nicht, um das Blatt auch in vollendeter Entwicklung dauernd aufrecht zu erhalten, sondern es knickt meist ab, wenn seine Ausbildung beendet ist. Die große Biegungsfestigkeit hat ihre Ursache in



Fig. 593. *Hermodactylus tuberosus.* Vereinfachter Querschnitt durch das Laubblatt. Sklerenchym schraffiert, Gefäßteil der Bündel schwarz. Das Innere des Blattes von zerrissenen Gewebsteilen lose erfüllt. V Ventralseite. (Original B.)

der Ausbildung von vier flügelartigen Kanten, die nach dem Prinzip gekreuztstehender T-Träger wirken, indem ihre Kanten durch starke Sklerenchymleisten ausgesteift sind. (Fig. 593.) Ein Querschnitt durch die Spreite in einem mittleren Teil ist fast regelmäßig kreuzförmig. An jüngeren, noch in Entwicklung begriffenen Blättern ist das aus riesigen Zellen bestehende zentrale Mark noch unversehrt und der Querschnitt ist dann etwas ausgeschweift quadratisch oder rhombenförmig. Erst durch den späteren Kollaps des zentralen Parenchyms sinken die vier Flanken des Blattes soweit ein, daß die Kanten flügelartig werden. Da die Spreite geschlossen ist, kann man die ventrale Kante nur daran erkennen, daß ihre Gefäßbündel nicht in einer regelmäßigen Reihe, mit den Xylemen der Blattmitte zugekehrt stehen, wie dies in den anderen drei Kanten der Fall ist, wenn auch namentlich in der dorsalen Kante Abweichungen von dieser Regelmäßigkeit nicht selten zu beobachten sind. Nur nahe der Basis des Blattes ist eine ganz kurze offene

Scheide zu beobachten, deren Ränder übereinander greifen, und die schon um ein ganz kleines Stück höher, allmählich in die geschossene Vierkantform übergeht. Die Basis selbst ist noch mehr oder weniger oval und gleichfalls rings geschlossen, bildet also einen niedrigen Ring. Schon der offene Scheidenteil zeigt aber annähernd den vierkantigen Querschnitt. Diesen untersten Teilen des Blattes fehlen noch die Sklerenchymstreifen in den Kanten. (Fig. 594.) (3., B.)

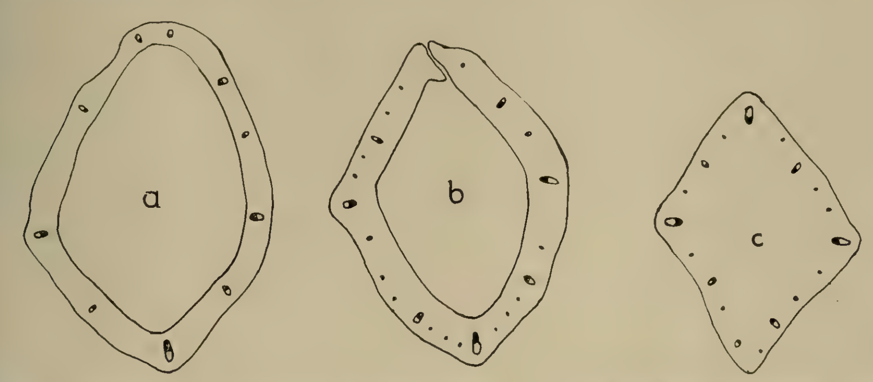


Fig 594. Querschnitte durch die Laubblattbasis von *Hermodactylus tuberosus*, a dicht an der Basis, b in der Höhe der Scheidenöffnung, c über derselben (nach Arber).

Die Spreite selbst besitzt eine aus langgestreckten Zellen mit außerordentlich stark verdickter Außenwand gebildete, von zahlreichen Spaltöffnungen durchbrochene Epidermis. Diese wird noch besonders verstärkt durch Zahnleisten der Verdickungsschichten und der Kutikula. Auch die seitlichen Zellwände der Epidermiszellen sind meist verdickt und zeigen dann auch zahlreiche Tüpfel.

Höchst eigenartig ist auch die Ausbildung der Spaltöffnungen. (Fig. 595.) Die Verdickungsschichten der Außenwand der Nebenzellen greifen an der die Schließzellen tragenden Seite noch auf den oberen Teil der Seitenwand über, so daß die Blattoberfläche eine Grube bildet, deren Boden von den Schließzellen gebildet wird. Erst dicht über den Schließzellen hören die Verdickungsschichten plötzlich auf, so daß die Schließzellen selbst an einem schmalen unverdickten Streifen, einem ausgesprochenen Gelenk befestigt erscheinen. Die Schließzellen selbst sind sehr klein, aber ungemein dickwandig. Im Querschnitt sind sie unsymmetrisch eiförmig und stehen so, daß der Längsdurchmesser der Ellipse schräg liegt. Nur die einander genäherten spitzen Enden der Eiform tragen Kutikularhörnchen; gegen das Blattinnere geht die Spaltöffnung unmittelbar in die Atemhöhle über. Der Schließapparat scheint in folgender Weise zu funktionieren: Die dickwandigen Schließzellen selbst dürften kaum einer größeren Ausdehnung oder Verengung ihres Lumens fähig zu sein. Die Betätigung des Verschlusses dürfte vielmehr in den Nebenzellen gelegen sein. Ist der Turgor in den Nebenzellen groß, so wird durch den Druck auf die Seitenwand der Schließzelle diese gegen außen

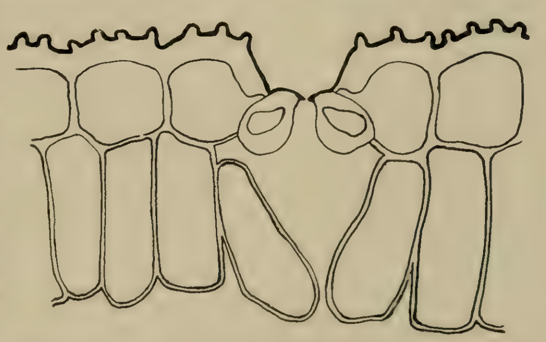


Fig. 595. Spaltöffnungsapparat von *Hermodactylus tuberosus* (Original B).

gedrückt. Nun sind die Schließzellen jedoch exzentrisch an den gelenkartigen unverdickten Streifen der Seitenwand befestigt. Ein Druck von der Nebenzelle auf die anschließende Schließzelle wird daher die die Kutikularhörnchen tragenden Spitzen des Querschnittbildes nach außen drehen und dabei voneinander entfernen. Nachlassen des Turgors in den Nebenzellen wirkt natürlich entgegengesetzt, und zwar wird die Spalte um so fester zusammengepreßt, je geringer der Turgor in den Nebenzellen geworden ist. Für eine Pflanze trockener Standorte ist diese, vom Licht unabhängige Einrichtung jedenfalls sehr günstig. (B.)

In den Kanten des Blattes folgen unmittelbar auf die Epidermis die starken Sklerenchymleisten, die den äußersten Teil der Kante ganz ausfüllen und in der mittleren Höhe der Spreite etwa halbmondförmigen Querschnitt zeigen. Sie werden aus vielen Reihen ungemein kleiner Zellen gebildet, deren Lumen im Querschnitt nur mehr als Punkt erscheint. (Fig. 596.) An das Sklerenchym, im übrigen Teil des Blattes unmittelbar an die Epidermis, schließt sich ein einschichtiges, wohlausgebildetes Palissadengewebe an, und auf dieses folgt ein 2—4-schichtiges Schwammparenchym, welches ebenfalls sehr chlorophyllreich ist. Der ganze übrige Teil des Blattes wird von riesigen, chlorophyllfreien Zellen erfüllt, die, wie bereits oben erwähnt, bald kollabieren und einen großen zentralen Hohlraum im Blatt entstehen lassen. In den grünen Gewebsteilen liegen die Gefäßbündel und zwar so, daß, wenigstens die größeren unter ihnen ziemlich weit in den zentralen Hohlraum ragen und im inneren Teil nur mehr von einer dünnen Schwammparenchymlage umgeben sind. Die Hauptbündel liegen oft nicht in den Kanten, sondern in der Mittellinie der Seitenflächen des Blattes. Dafür liegen in der Symmetrale des Blattflügels stets wenigstens zwei Bündel hintereinander. Kleinere Gefäßbündel durchziehen in gleichmäßigen Abständen das ganz grüne Gewebe des Blattes. Alle größeren Gefäßbündel sind im Querschnitt lang gestreckt. Der Siebteil wird von einer mächtigen Sklerenchymkappe gekrönt. Der Gefäßteil hingegen geht nach innen in eine mehrschichtige Gruppe dünnwandiger, jedoch verholzter Zellen über. (B.)

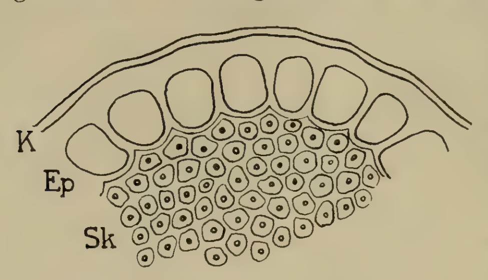


Fig. 596. *Hermodactylus tuberosus*, Querschnitt durch die Kante eines Laubblattes, Ep Epidermis, K Kutikula, Sk Sklerenchym. (Original B.)

Gegen die Spitze zu flachen die Kanten etwas ab. Hingegen werden ihre Sklerenchymstreifen immer breiter und mächtiger und leiten endlich in eine hornige Bohrspitze über. Diese ist dolchförmig spitz und vierkantig, und hebt sich vom übrigen Blatt deutlich durch ihre weißliche Farbe ab, da ihr chlorophyllführende Gewebe vollkommen fehlen. In diesem Teil ist schon die Epidermis außerordentlich dickwandig. Im Innern der Bohrspitze befindet sich aber gleichfalls nur ein kräftiges Sklerenchym, dessen Zellen längsgestreckt sind. Nur die Zellen der äußeren Spitze sind annähernd isodiametrisch. Zum Durchbrechen fester Erdschichten ist diese scharfe Bohrspitze ganz vorzüglich geeignet. Goebel (61) fand, daß bei Kulturen, die unter Lichtabschluß erwachsen waren, die Bohrspitze beträchtlich länger wurde als an Lichtexemplaren. Ihre Ausbildung sei daher keine direkte Anpassung an das Durchbrechen der Erde, sondern werde durch den Lichtmangel bedingt. Ich glaube diese Ansicht so auffassen zu müssen, daß der Lichtmangel über eine kürzere oder längere Strecke die Ausbildung der Bohrspitze mehr oder weniger weit vorschreiten läßt. Ist die Blattspitze durch den Boden ans Tageslicht getreten, so fällt eben die Notwendigkeit einer weiteren Verlängerung der Bohrspitze weg. (61. 57. B.)

Blüte. (Fig. 597, 598.) Auf dem etwa 30 cm hohen Schaft erhebt sich, von zwei lanzettlichen Hochblättern gestützt, die Blüte. In unseren Breiten wird sie jedoch auch bei sehr günstiger Lage nur sehr selten entwickelt. Dies mag damit in Zusammenhang stehen, daß die Knolle nur in sehr tiefer Bodenlage winterhart ist. In der Heimat blüht *Hermodactylus* schon im Februar. Die Grundfarbe der Blüte ist ein helles Grün. Die einzige Ausnahme bilden die herabgeschlagenen Enden der äußeren Perigonabschnitte, die violettschwarz (Kirchner, Manuskript) oder mehr oder weniger dunkelbraun mit gelblichem Rand (156) oder dunkelviolett (5) gefärbt sind, und das Saftmal bezw. den eigentlichen Anlockungsapparat darstellen. Einen Duft konnte Kirchner auch an hellen Tagen in La Mortola nicht wahrnehmen. Die sechs sehr verschiedenartigen Perigonabschnitte sind nur an ihrem Grunde zu einer nur etwa 5 mm langen trichterförmigen Röhre verwachsen, die so dickwandig ist, daß sie die Griffelbasis dicht umschließt. Die drei äußeren Perigonblätter sind in ihrem unteren Teil schräg aufgerichtet, wobei sie durch einen starken



Fig. 597. *Hermodactylus tuberosus*, A Blüte nach Entfernen der Vorblätter, a—a, b—b, c—c Griffeläste. (Original K.) B. Nervatur des Blumenkronblattes. (Nach Singhof.)

Fig. 598. *Hermodactylus tuberosus*. Androeceum und Gynoeceum nach Entfernen der äußeren Perigonabschnitte. (Original K.)

Mittelstreifen gestützt werden, der obere Teil ist zungenförmig nach unten zurückgebogen. Die Farbe des etwa 30 mm langen aufrechten Teiles, der in der Mitte etwa 20 mm, an der Basis etwa 5 mm breit ist, ist innen ein gelbliches, außen ein mattes Grün. Dieser Teil ist der Länge nach etwas nach oben rinnig zusammengebogen. Der flache zurückgebogene Teil dieser Perigonabschnitte ist 22 mm lang, etwa 15 mm breit, erst dunkelviolett gezeichnet, dann violettschwarz gefärbt und besitzt nur einen schmalen gelblichen Rand. Die Nervatur der äußeren Perigonblätter gehört zum Singhofschen Typus V. 2, also in die gleiche Gruppe wie *Crocus lineatus* und *C. Susianus*. (Fig. 597 b.) In den langgestreckten, verkehrt-

eiförmigen Abschnitten, zu beiden Seiten der Mittelrippe befinden sich zwei mit dieser parallele Seitennerven, die an ihrem Ende schwach verzweigt sind. An ihrem Grunde entspringen je zwei, gleichfalls parallel verlaufende Nebennerven, von denen der innere sich nur an der Spitze verästelt, während der kürzere äußere 6—8, teils verzweigte, teils unverzweigte Nebenästchen im spitzen Winkel nach außen entsendet. Die drei inneren Perigonabschnitte stehen aufrecht. Sie sind hell gelblichgrün und 25 mm lang. Der Länge nach sind sie scharf zusammengefaltet, in der Mitte (seitlich gemessen) etwa 2,5 mm breit und nach oben in eine lange scharfe Spitze ausgezogen. Die Staubblätter besitzen ein 13 mm langes, unten 2 mm breites Filament, dessen schwärzlich gefärbte Basis noch etwa 5 mm weit innen an die Perigonröhre angewachsen ist. Die hell grünlichgelbe Anthere ist im aufgesprungenen Zustand 14 mm lang und 2 mm breit und enthält den goldgelben Blütenstaub an ihrer nach unten gewendeten Seite. Der Griffel ist ebenfalls hell gelblichgrün. Sein 8 mm langer Stamm teilt sich in drei Äste, die sich dicht über die Staubblätter legen. Sie sind blumenblattartig, etwa 40 mm lang und in der Höhe des Narbenlappens 15 mm breit, von der Spitze aus sind sie etwa 15 mm weit eingeschnitten. Dicht unterhalb dieses Einschnittes verläuft quer über den Griffelast, jedoch seine volle Breite nicht erreichend, das schmale Narbenläppchen, welches an der Oberseite die Narbenpapillen trägt. Da es unmittelbar nach der Anthese nach oben geklappt und dem Griffelast dicht angelegt ist, kann es in diesem Stadium nicht mit Pollen belegt werden, die Blüte ist also protandrisch. Überdies ist die Lage der Narbe so, daß die Antherenspitze dicht unter sie zu liegen kommt, was ebenfalls die spontane Selbstbestäubung erschweren muß. Der unterständige Fruchtknoten ist in einen Schnabel verlängert, welcher dünner als die ihm aufsitzende Blumenkronröhre ist. Er hat dadurch ein schmal flaschenförmiges Aussehen. Septalnektarien fehlen wie bei *Iris*. Kirchner (l. c.) konnte eine Nektarausscheidung überhaupt nicht wahrnehmen, vermutet jedoch, daß in dem schwarz gefärbten Blütengrund Nektar abgesondert wird.

Da sich die, den Blütenstaub darbietenden Antheren dicht über der Innenseite der äußeren Perigonblätter befinden, muß der Blütenstaub einem von der Zunge aus in die Blüte eindringenden Insekt auf den Rücken gestreift werden. Beim Eindringen in eine Blüte, deren Narbe bereits herabgebogen, also empfängnisreif ist, wird dann der Pollen von dieser wie von einer Schaufel abgehoben, oder wie von einer Zunge abgeleckt. Beim Zurückkriechen wird die Narbe jedoch wieder nach oben geklappt und kann dadurch nicht mit eigenem Blütenstaub belegt werden. Nach dieser Einrichtung kann man die Blüte als Apidenblume bezeichnen. Arcangeli (5) gibt an, daß die dunklen Flecke auf der hellgrünen Blüte von der Ferne sich wie große „Bienen" (gemeint sind da wohl andere Apiden) ausnehmen. Die Anlockung erfolgt also durch Mimikry, und Arcangeli konnte tatsächlich die Anlockung der in Farbe und Größe den violetten Flecken der Blüte gut entsprechenden *Xylocopa violacea* beobachten, die auch erfolgreich die Bestäubung durchführte. Dieselbe Hummel beobachtete nach Scotti (139, S. 513) auch Pandiani, daneben jedoch auch *Bombus terrestris* und *Osmia bicornis*.

Spontane Selbstbestäubung könnte nach demselben Autor beim Ausbleiben der Insektenbesuche allenfalls eintreten, wenn die Blüte welkt und sich dabei auf dem sehr dünnen Blütenstiel umbiegt. Pandiani selbst hält jedoch diese späte Selbstbestäubung nicht für fruchtbringend. (Kirchner, Manuskript, 5, 51, 139, 156.)

Die Frucht ist eine länglich-eiförmige, einfächerige Kapsel, die zwischen den drei Plazenten in drei Klappen aufspringt. Es wäre vielleicht an dieser Stelle darauf hinzuweisen, daß nur die Tatsache des einfächerigen Fruchtknotens zur Abtrennung der Gattung *Hermodactylus* von *Iris* geführt hat. Die Abteilung des Fruchtknotens in 3 Fächer ist jedoch auch bei den übrigen Arten der Gattung *Iris* nicht streng durchgeführt, so bei *I. pumila*, bei der die Scheidewände sich nur in der Spitze

berühren, unter der Mitte aber nicht zusammenstossen. Hingegen ist die Knolle von *I. reticulata* der von *Hermodactylus* derart ähnlich, daß diese beiden Arten unbedingt zusammen gehören, wie ich in einer späteren Arbeit beweisen will. Wenn man daher schon die Gattung *Hermodactylus* abtrennen will, so muß man m. E. auf das Merkmal des einfächerigen Fruchtknotens lieber verzichten und *Iris reticulata* ebenfalls dieser Gattung zurechnen. Dann müßten aber logisch überhaupt alle Knollen- und Zwiebel-*Iris* als eigene Gattungen geführt werden. (B.)

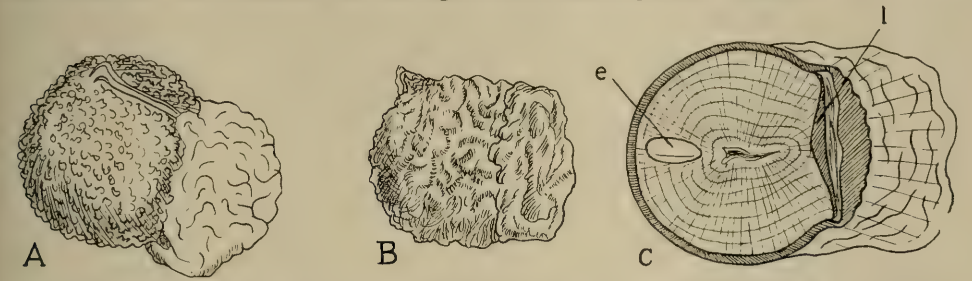


Fig. 599. *Hermodactylus tuberosus*, Samen. A gequollen, B im trockenen Zustand, C im medianen Längsschnitt. e Embryo, l lockere Gewebschichte, darüber die beiden Schichten der Testa unter dem Arillus. (Original B.)

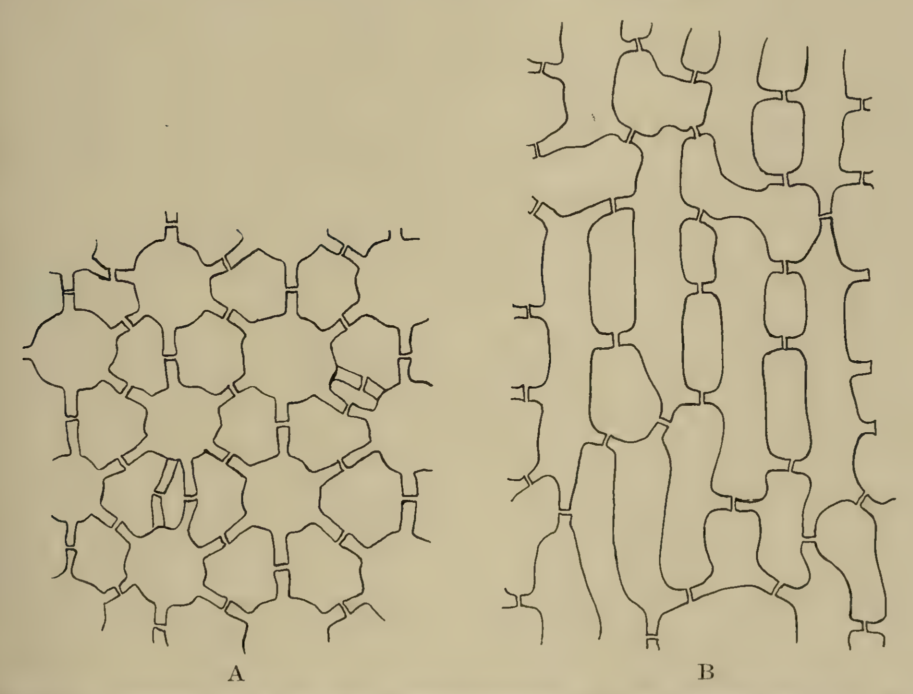


Fig. 600. *Hermodactylus tuberosus*, Endospermzellen, A im Tangentialschnitt, B im Radialschnitt. Der Zellinhalt wurde weggelassen. (Original B.)

Der Samen. (Fig. 599, 600.) Im trockenen Zustand ist der Samen von *Hermodactylus* länglich, stumpf-eiförmig, mit einem vertieften Ende, welches der eingefallenen Mitte des fleischigen Arillus entspricht, auf dem entgegengesetzten Ende ragt das geschrumpfte Ende der Raphe als kleines Spitzchen hervor. Der ganze Samen ist grob-faltig gerunzelt, rötlichgelbbraun, die Oberfläche glänzend. Auch

der Arillus hat etwa die gleiche Farbe und ist ganz faltig eingetrocknet, in der Mitte vertieft eingesunken und infolge der allgemeinen Schrumpfungserscheinungen nur schwer von der gleichfalls runzeligen Testa zu unterscheiden. Das Endosperm ist in diesem Zustand außerordentlich hart, hornartig. (Fig. 599a.)

Ins Wasser oder den feuchten Boden gelegt, quillt der Samen und namentlich der Arillus bald stark auf, meist innerhalb etwa 24 Stunden, und nun erhält er die Form einer Kugel von etwa 4 mm Durchmesser, der der Arillus wie eine, nur wenig kleinere hochgewölbte Kappe aufsitzt. Nun wird auch die Raphe als leicht vorspringende Kante, ähnlich wie bei *Crocus*, sichtbar. Die Samenschale ist nun rotbraun und zeigt eine fein grubig-runzelige Oberfläche. Der Arillus ist im gequollenen Zustand weichfleischig, gelbbraun und dadurch leicht vom Samen zu unterscheiden. Er ist jedoch nicht glatt, sondern gehirnähnlich grob-faltig gerunzelt. (Abb. 599b.) Das Endosperm ist nun viel weicher, knorpelartig und leicht schneidbar.

Der mediane Längsschnitt (Abb. 599c) durch Samen und Arillus zeigt, daß das Samenkorn nicht vollständig kugelförmig ist, sondern unter dem Arillus eine kantige, abgeflachte Vorwölbung der Testa besitzt, der jedoch eine flachgrubige Vertiefung des Endosperms entspricht. Die Testa ist infolgedessen an dieser Stelle besonders dick und deutlich aus mehreren Schichten zusammengesetzt. Das Endosperm erscheint bei schwacher Vergrößerung aus konzentrischen Schichten aufgebaut, die sich meist um einen länglichen, zentral gelegenen kleinen Hohlraum anordnen, und überdies ist eine deutliche radiale Streifung bemerkbar. Diese Schichtung und Streifung rührt von der überaus regelmäßigen Anordnung der Endospermzellen her, die außerordentlich dicke Zellulosewände besitzen, also Zellulosespeicher darstellen. Im Querschnitt (Tangentialschnitt) sind sie annähernd kreisrund oder elliptisch, wobei ihre mächtigen Tüpfelkanäle meist sehr regelmäßig sechsstrahlig um die Zelle verteilt sind. (Fig. 600a.) Der Radialschnitt durch den Samen trifft die Endospermzellen in ihrer Längsrichtung und zeigt sie als langgestreckte, untereinander durch unregelmäßig verteilte Tüpfelkanäle verbundene Zellen. (Fig. 600b.) Das Lumen ist teils größer als die Wanddicke, teils jedoch sogar bedeutend kleiner als diese; es ist bis in die Tüpfel hinein dicht vollgestopft mit einer körnigen Masse, in der hie und da größere, stark lichtbrechende Kugeln zu bemerken sind. Außer geringfügigen Eiweißmengen besteht der ganze Zellinhalt aus Fett. Der Embryo liegt nicht ganz symmetrisch in der Mediane, auf der dem Arillus entgegengesetzten Seite. Gegen die Testa im engeren Sinne ist das Endosperm durch zwei Schichten dünnwandiger, tangential gestreckter Zellen, an die es ohne Übergang plötzlich anschließt, abgegrenzt. Die weiter außen liegenden Schichten sind stark kollabiert, wodurch die grubige Struktur hervorgerufen wird, da einzelne Querwände ziemlich starr bleiben. Ihre Zellwände enthalten einen braunen Stoff und sind verkorkt. Unterhalb der an den Arillus anschließenden Vorwölbung grenzt das Endosperm jedoch statt an die tangential gestreckten Zellen an mehrere Schichten großer, unverdickter Zellen, deren Wände reine Zellulose sind. Diese Zellgruppe schließt sich an die oben erwähnte Zwischenschicht an, ist also ihre unmittelbare Fortsetzung. Aus der stärksten Schichte der Testa entwickelt sich unter dem Arillus eine dicht gepreßte Zone, die wieder in eine Schichte größerer Zellen übergeht. Erst dann folgt das Gewebe des Arillus, der aus locker gefügten großen, gleichfalls etwas Fett enthaltenden Zellen besteht. (B.)

Die außerordentliche Quellbarkeit des Arillusgewebes, wie die auffallende Schichtung des darunter gelegenen Teiles der Samenschale veranlassen mich zu der Ansicht, daß der Arillus vielleicht nicht nur der Samenverbreitung durch Ameisen — auf die vielleicht der allerdings geringe Fettgehalt seiner Zellen hinweist — dienen dürfte, sondern daß auch die Quellung des Samens vom Arillus ausgehe. Die an das Endosperm grenzenden großen Zellen machen ganz den Eindruck einer

Art Quellungsgewebe, also eines Absorptionsorgans. Weiter sind die darüber liegenden Testazellen anscheinend nur streifig verkorkt, während der freiliegende Teil der Samenschale ein stark verkorktes oder kutinisiertes Gewebe ist. Jedenfalls ist der Arillus weit quellfähiger als der übrige Teil des Samens und vermag schon bei schwächerer Benetzung sich mit Wasser vollzusaugen, was für eine Pflanze trockener Standorte gewiß von größter Bedeutung wäre, wenn der Samen aus dem Arillusgewebe das Wasser aufzunehmen imstande ist. Leider stand mir nicht hinreichendes Material zur Verfügung, um diese Frage experimentell aufzuklären.

Zur Keimung braucht *Hermodactylus* sehr lange, oft ein volles Jahr.

4. Gattung. **Jris L.**, Schwertlilie.

Von den 12 Sektionen (nach Dykes) dieser Gattung, die in über 200 Arten über das temperierte Asien, Nordafrika, Europa und das temperierte Nordamerika verbreitet ist, also dem holarktischen Florenreich angehört, kommen in Mitteleuropa nur zwei Sektionen vor: Sektion I. *Apogon*, und zwar in den Subsektionen *Levigatae*, *Sibiricae* und *Spuriae* und die Sektion VII. *Pogoniris*. Es sind jedoch nur zwei *Apogon*-Arten, *I. Pseudacorus* und *I. sibirica* weiter verbreitet, alle anderen Arten gehören zu den seltenen Pflanzen südlicher oder östlicher Einstrahlungen oder sind überhaupt nur als Gartenflüchtlinge zu betrachten, ja, bei mehreren *Pogoniris*-,,Arten" besteht sogar große Wahrscheinlichkeit für ihre Bastardnatur, obwohl diese nicht aufgeklärt ist.

In ihrer Lebensweise sind *Apogon* und *Pogoniris* grundsätzlich verschieden. Während die mitteleuropäischen *Apogon*-Arten vielleicht mit einziger Ausnahme von *I. graminea* geradezu typische Sumpfpflanzen sind, bewohnen alle *Pogoniris*-Arten trockene Standorte, zum Teil heiße dürre Felsgebiete, sind also hochangepaßte Xerophyten. *I. graminea* ist jedenfalls, obwohl gerade kein Sumpfbewohner, so doch auch kein Xerophyt und wird wohl am besten als mesophil zu bezeichnen sein.

Dementsprechend verhalten sich die beiden Sektionen in vieler Hinsicht so extrem verschieden, daß eine gemeinsame Besprechung nur die ausgesprochenen Gattungscharaktere umfassen kann.

Bemerkenswert ist übrigens auch die Tatsache, daß die *Pogoniris*-Arten untereinander, wie auch mit *Oncocyclus*- und *Regelia*-Arten leicht gekreuzt werden können. Diese Sektionen faßt Dykes daher als junge Sektionen auf im Gegensatz zu *Apogon*, die er als alte Gruppen bezeichnet, weil sie mit *Pogoniris* absolut keine Bastarde bilden. Sawyer (123) versuchte *I. Pseudocorus* mit *I. versicolor* zu kreuzen, das Resultat waren jedoch nur schwächliche Scheinfrüchte mit abgestorbenen Samen. Genauere Untersuchungen ergaben, daß zwar die Befruchtung eintritt, der Embryo jedoch bald abstirbt. Nach Dykes (45) soll jedoch ein steriler *I. Pseudacorus-versicolor*-Bastard existieren.

Es ist demnach auch innerhalb der Sektion *Apogon*, ja sogar ein und derselben Subsektion eine Bastardierung nicht möglich, wobei allerdings zu beachten ist, daß *I. versicolor* amerikanisch, *I. Pseudacorus* eurasiatisch ist, also die Trennung der Arten nach dem Miocän erfolgt sein muß. *I. Pseudacorus* wurde übrigens in der Tat auch fossil gefunden, z. B. in bedeutender Tiefe bei den Ausgrabungen für Immingham Docks (Dykes, 45). Daß allerdings *Apogon* und *Pogoniris* nicht verkreuzbar sind, würde m. E. noch nicht allein für große Altersdifferenz sprechen, sondern könnte auch aus der grundverschiedenen Lebensweise erklärt werden.

Die Keimung: Über die Keimung liegen genaue Einzelheiten nur von *I. Pseudacorus* (Raunkiaer **154**, Schlickum 132, Klebs **101**) und *I. sibirica* (Irmisch 84) vor. Es scheint jedoch nach den übrigen Angaben z. B. bei Dykes (45, 46), daß sich die ganze Gattung sehr einheitlich verhält, wie auch große Ähnlich-

keit mit *Hermodactylus* zu verzeichnen ist. Der Embryo von *I. Pseudacorus* (Fig. 601) zeigt bereits im Samen eine ziemlich deutlich entwickelte Plumula, eine gut entwickelte Radicula und einen Kotyledo mit sehr kurzem Leiter und sehr kurzer Scheide. Im ersten Stadium der Keimung wird die rasch in die Länge wachsende Keimwurzel aus dem Samen vorgeschoben und bald zeigt sich nun auch das stark entwickelte Hypocotyl, durch das die Keimblattscheide samt der Plumula, ziemlich hinaufgerückt erscheint. (Fig. 601 B.) Der ,,Sauger" des Keimblattes, d. i. das im Endosperm verbleibende Ende, ist schon in diesem Stadium kopfig

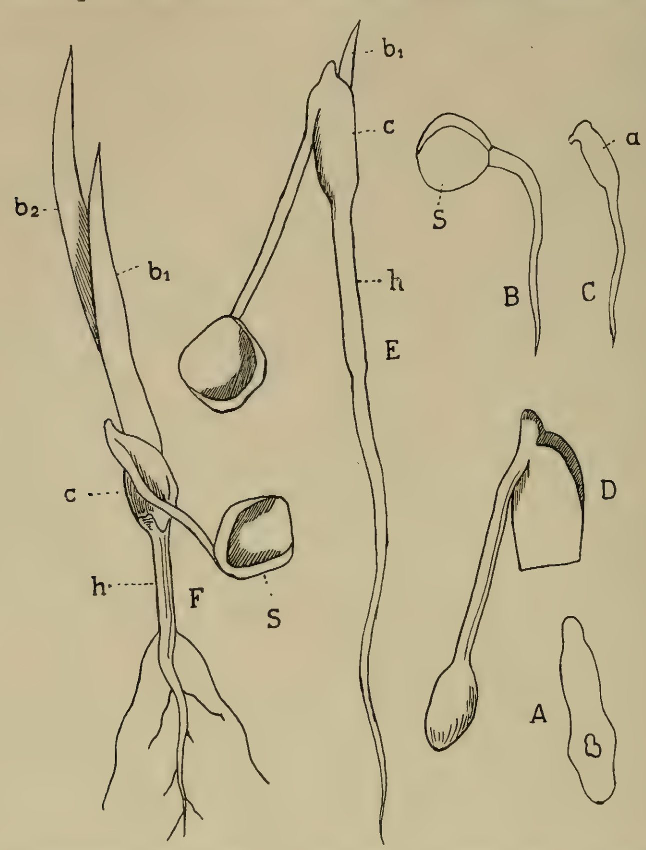


Fig. 601. *Iris Pseudacorus,* Keimung. A Embryo, B Samen nach Vortreten der Keimwurzel. C der Keimling im Stadium von B aus dem Samen frei präpariert. D isoliertes Keimblatt in einem älteren Stadium, E Keimling beim Vorbrechen des ersten Laubblattes, F älterer Keimling. a Keimblatt, b_1 b_2 Laubblätter, c Keimblattscheide, h Hypokotyl, S Samen (Nach Schlickum.)

verdickt und weist ein Spitzchen auf (Fig. 601e); durch eine Einschnürung, dem späteren ,,Leiter" des Keimblattes ist er von der Keimblattscheide und dem Hypocotyl (a in Fig. 601 C) getrennt. Im weiteren Verlauf der Keimung streckt sich der Leiter des Kotyledos zu einem langen stielartigen Teil, während das Ende des Keimblattes, der Sauger, zu einer großen Keule wird. Der Leiter geht nun aber nicht unmittelbar in den Scheidenteil über, sondern schließt sich an diesen in einem spitzen Winkel an, so daß er häufig seitlich an die Scheide heranzutreten scheint, wie dies bei *Hermodactylus* zu beobachten war. Die bei dieser Gattung deutliche röhrenförmige Verlängerung der Keimblattscheide wird auch bei *Iris* durch ein

parenchymatisches Kegelchen verschiedener Größe vertreten, welches an der Stelle des Scheidenrandes sich erhebt, an der der stielartige Teil des Kotyledo aus der Scheide entspringt. (Fig. 601 D.) Die starke Entwicklung des Leiters scheint mit der Länge des Hypocotyls in Zusammenhang zu stehen, da dieses im Heranwachsen die Keimblattscheide stark emporhebt, der Samen jedoch in der Regel nicht mehr aus seiner Lage zu bringen sein dürfte. Die Keimblattscheide ist durch einen großen schrägen Spalt geöffnet, aus dem nun bald das erste Laubblatt austritt. (Fig. 601 E.) In diesem Stadium besitzt das Keimblatt an Leiter und Scheide bereits Spaltöffnungen, das Laubblatt hat jedoch noch keine Spreite, sondern ist bis an die Spitze mehr oder weniger scheidenförmig. Erst wenn das zweite Laubblatt erscheint, erreicht der Kotyledo seine fertige Entwicklung. Mit dem noch nicht ganz verbrauchten Endosperm hängt er noch so fest zusammen, daß er kaum zu trennen ist. Die Parenchymzellen, besonders des Saugers, sind sehr inhaltsreich, und zwar enthalten sie hauptsächlich Stärke. Bevor die beiden ersten Laubblätter voll entwickelt sind, hat die Wurzel bereits einige dünne Seitenwurzeln entwickelt, deren oberste dicht an der Basis des Hypocotyls entspringen (Fig. 601 F) und am längsten sind. Das erste Laubblatt ist auch im vollentwickelten Stadium scheidenartig. In seinem unteren Teil zeigt es im Bau manche Ähnlichkeit mit der Kotyledonarscheide. Der obere Teil hat ebenfalls nicht Spreitencharakter, sondern ist dem unteren ähnlich. Die seitlichen Flügel sind jedoch schmäler, so daß die Scheidenrinne viel kleiner wird, dafür wird die Zentralpartie, die den Rücken des Blattes bildet, gegen oben zu immer umfangreicher. Die Schneide des Kieles des mittleren Blattteiles bildet ein dickwandiges mechanisches Gewebe. Das zweite Laubblatt ist bereits in eine Scheide und eine schwertförmige Spreite differenziert. Der obere Teil der Blattscheide ist dem des ersten Blattes ähnlich, doch sind die Flügel auf Kosten der Zentralpartie stärker verlängert und der Kiel ist stärker ausgebildet. Im späteren Entwicklungsstadium entwickelt sich mindestens noch ein drittes Blatt, welches dem zweiten im ganzen gleicht. Keimblatt und Laubblätter stehen in strenger ½-Stellung zueinander. Die Insertion liegt dort, wo die Achse ins Hypocotyl übergeht. Aus diesem brechen später oben wie unten Adventivwurzeln hervor, nach Schlickum in größerer, nach Klebs in geringerer Anzahl. Letztere Angabe entspricht auch mehr der Beschreibung Raunkiaers, die von der Schlickums in mehreren Punkten abweicht. Vor allem gibt Raunkiaer keine so starke Entwicklung des Hypocotyls an (Fig. 602), ja, dieses erscheint in seinen Abbildungen sogar überaus kurz und, entsprechend meiner eben geäußerten Anschauung, ist auch der Leiter des Keimblattes bedeutend kürzer. Ebenso ist die Spitze der Keimblattscheide, seinen Zeichnungen nach zu urteilen, bei den von ihm untersuchten Keimlingen oft sehr schwach entwickelt. Nach Raunkiaer besitzt die Keimwurzel dicht unterhalb des Hypocotyls zahlreiche Wurzelhaare. Schlickum macht über deren Verteilung keinerlei Angaben.

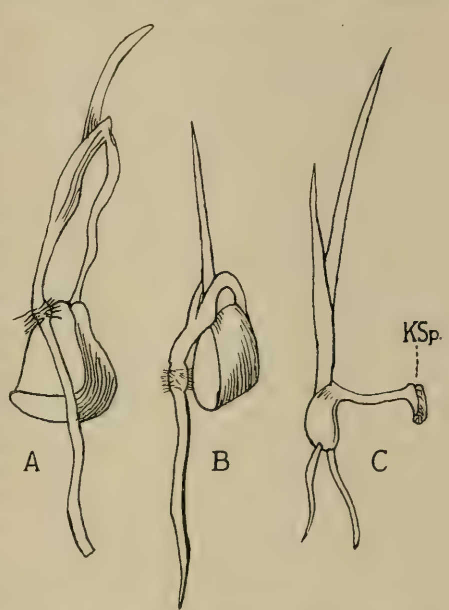


Fig. 602. *Iris Pseudacorus.* Verschiedene Keimlingformen. KSp freipräpariertes Haustorium des Keimblattes. (Nach Raunkiär.)

Ähnlich, wenn auch nicht vollkommen gleich, liegen die Verhältnisse nach Irmisch bei *Iris sibirica.* Er fand, daß das hypogäische Keimblatt, dessen Spitze nicht so stark verdickt ist wie bei *I. Pseudacorus* (Fig. 603 A), ein langes dünnes Stielchen bildet, welches von einem zentralen Gefäßbündel durchzogen wird und in den obersten Rand der Keimblattscheide, mitunter aber auch etwas unterhalb desselben, in die Keimblattscheide übergeht. Diese ist mäßig lang und besitzt eine auffallend weite schiefe Mündung. Sie geht unmerklich in das hypocotyle Achsenstück über und dieses seinerseits ebenso allmählich in die Keimwurzel, die sich verästelt und mit Wurzelhaaren besetzt ist. (Fig. 603 B.) Sowohl aus dem Hypocotyl wie auch aus dem zwischen diesem und dem ersten Blatt liegenden Achsenteil entspringen frühzeitig Nebenwurzeln. Dieses über dem Keimblatt liegende Achsenstück ist nun bei dem von Irmisch untersuchten Keimling auffallend lang — etwa 1,5 cm — während Arber (3.) einen Keimling ohne verlängerte Achse abbildet, bei dem aber auch der Übergang vom Hypocotyl in die Keimwurzel ein sehr plötzlicher ist (Fig. 604). Vermutlich ist diese Längsstreckung eines Internodiums auf

Fig. 603. Keimung von *Iris sibirica.* A Samen mit Keimblatthaustorium im Längsschnitt. B Keimling. C Die Blattanlagen in der Scheide des ersten Laubblattes. a Keimblatt, b erstes Laubblatt (scheidenartig!), c 2., d 3. Laubblatt, w Keimwurzel, k Triebknospe, h—h Erdoberfläche. Zwischen a und b liegt in diesem Falle ein gestrecktes Achsenstück. (Nach Irmisch.)

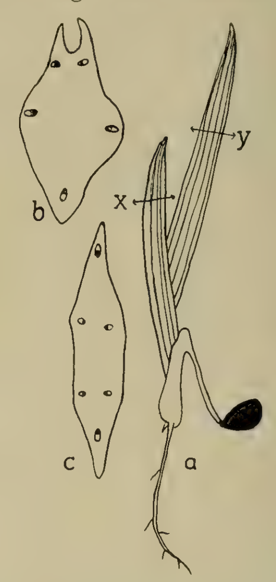


Fig. 604. *Iris sibirica.* a Keimling, b Blattquerschnitt bei x, c Blattquerschnitt bei y. (Nach Arber.)

die auffallende Tieflage der Irmischschen Keimlinge zurückzuführen, da sonst auch das erste Blatt weit stärker aus dem Boden hervortritt. Dieses ist bei

Irmisch eine lange, mit einer kurzen, pfriemlichen Spitze versehene Scheide, die nur mit der Spitze den Boden überragt. Arber zeigt hingegen ein offenbar über dem Boden stehendes Laubblatt, bei dem jedoch auch nahe der Spitze der Scheidencharakter gewahrt bleibt, indem deutlich am Querschnitt die beiden, einen Scheidenkanal bildenden Flügel zu erkennen sind, obwohl der zentrale Blattteil hier wie bei *I. Pseudacorus* mächtig entwickelt ist. Auf dieses scheidenartige Blatt folgen im weiteren Verlauf noch mehrere andere, die bereits in Scheide und Spreite differenziert sind. Sehr auffallend ist die Tatsache, daß sich bereits in der Achsel des ersten, oft auch der weiteren Laubblätter gewöhnlich eine kleine Axillarknospe bildet. (Fig. 603 C.) Nur in der Keimblattachsel fehlt eine solche stets. Diese Blätter des ersten Sommers verhalten sich demnach nicht nur im Bau ganz wie die der erwachsenen Pflanze, von denen sie nur der Größe nach verschieden sind. Vielleicht hängt die Ausbildung von Axillarknospen schon am Keimling auch mit dem horstartigen Wuchs dieser Art zusammen. Ähnliche Angaben über andere Arten konnte ich jedenfalls nicht finden.

Wie aus den besprochenen Beispielen zu ersehen ist, geht die Keimung stets nach einem sehr einheitlichen Grundplan vor sich, wobei jedoch ziemlich bedeutende individuelle Verschiedenheiten auftreten können, die jedenfalls von den spezifischen Lebensbedingungen des einzelnen Keimlings, möglicherweise jedoch auch von der Bildung lokaler Rassen, die aber prinzipiell sehr gleichförmig sind, abhängen mag. (3, 45, 46, 84, 93, 132, **101**, **154** B.)

Die Erstarkung im zweiten Lebensjahr wurde nur von Irmisch (84) für *Iris sibirica* geschildert. Dykes (45, 46) betont jedoch für mehrere Arten (*I. sibirica*, *I. pumila* u. a.), daß diese schon im zweiten Jahr — günstigste Lebensbedingungen, wie sie in Kultur vorliegen, vorausgesetzt — zur Blüte kommen können. Es scheint mir aber, daß er damit das zweite Jahr der Erstarkung, und nicht das auf die Keimung folgende Jahr meint.

Fig. 605. *Iris sibirica.* Erstarkende Pflanze im zweiten Jahr. w Keimwurzel, x abgestorbene Blätter des ersten Jahres, in ihren Achseln Seitenknospen k k; a, b, c, diesjährige Laubblätter. (Nach Irmisch.)

Irmisch findet bei *I. sibirica* im zweiten Lebensjahr keine Spur vom Keimblatt mehr. Die Hauptwurzel ist jedoch oft noch zu sehen (so in Fig. 605), häufig aber ebenfalls schon zerstört. Hingegen finden sich nun bereits zahlreiche weiße, ziemlich dicke, zähe Adventivwurzeln, deren

Oberfläche im oberen Teil der Wurzel quer gerunzelt ist. Irmisch erkannte das Wesen dieser Querwurzeln noch nicht, er erwähnt aber, daß im Querschnitt die keilförmig erscheinenden Gefäßbündel in einen engen Zentralzylinder zusammengerückt sind, der von einer breiten Rindenschichte umgeben ist. Es ist klar, daß diese Wurzeln, wie dies ja später von Draheim (42) auch nachgewiesen wurde, in ihrem oberen Teil den Charakter einer Zugwurzel besitzen und nur im unteren Teil der Nährsalzabsorption dienen, weshalb sie auch erst unterhalb der runzeligen Zone Seitenwurzeln ausbilden, die nun ihrerseits zur Verfestigung des nicht kontraktilen Teiles der Wurzel beitragen, so daß dieser bei der Kontraktion nicht mehr aus seiner Lage gebracht werden kann. Bei der nassen Beschaffenheit des Bodens, in dem *I. sibirica* lebt, ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die Zugwurzeln nicht nur die Pflanze fester an den Boden zu pressen und hiedurch zu befestigen haben, sondern jedenfalls sogar die junge Pflanze tatsächlich in den Boden hineinziehen. Es erklärt sich so auch die unverhältnismäßig tiefe Lage des Wurzelstockes dieser Art.

An dem terminalen Haupttrieb findet man die vertrockneten vorjährigen Blätter (x in Fig. 605), auf die nun die frischen Blätter folgen. Von diesen haben die untersten an der Basis eine weißrötliche Farbe und werden erst gegen obenhin grün. Es herrscht bei ihnen der Scheidenteil vor, die Spreite bleibt, wie überhaupt das ganze Blatt, kurz. Bei den oberen Blättern überwiegt die Spreite. Gewöhnlich greift — was allerdings wahrscheinlich nur bei dieser schmalblättrigen Art der Fall ist — der eine Scheidenrand ein wenig über den anderen vor, wobei jedoch, wie Irmisch betont, keine Gesetzmäßigkeit vorliegt, indem sich die aufeinanderfolgenden Blätter bald in der gleichen, bald in entgegengesetzter Richtung gerollt zeigen.

Aus den Achseln der unteren vorjährigen Blätter, gewöhnlich aus denen der zwei untersten, treten schon in diesem Alter seitliche Triebe (k, k in Fig. 605) hervor, die sich rasch weiterentwickeln. Sie beginnen mit einem niedrigen, zweikieligen Vorblatt; auch die nächsten Blätter sind noch unvollkommen und scheidenartig, die weiteren bilden dann einen ganz allmählichen Übergang zwischen Scheiden- und Spreitenblatt. Das zweite Blatt steht schief seitwärts rechts oder links von der Abstammungsachse und die aus einer gemeinsamen Mutterachse entspringenden Triebe fand Irmisch bald homodrom, bald antidrom. Aus dem Grunde der Seitentriebe entspringen bald Adventivwurzeln. (84, 45, 46, 42.)

Das Rhizom wächst nun, wenn man von den seitlichen Nebentrieben absieht, gradlinig weiter, indem es stets einen terminalen Haupttrieb entwickelt, solange sich kein Blütenstengel bildet. Es scheint also in diesem Stadium ein monopodiales Rhizom zu sein, was jedoch schon mit der später behandelten cymösen Infloreszenz in Widerspruch steht. Tatsächlich zeigt sich der sympodiale Charakter des Rhizoms sofort, wenn es blühreif wird. Es ist meines Erachtens daher falsch, den nicht blühenden Wurzelstock kurzweg als monopodial, den blühenden als sympodial zu bezeichnen, wie dies einige Autoren getan haben, da schließlich doch eine terminale Blüte gebildet wird, wenn dies auch unter ungünstigen Verhältnissen einige Vegetationsperioden lang dauern kann. Kommt ein Rhizom mehrere Jahre nicht zur Blüte, d. h. wird überhaupt keine Blüte angelegt, so kann es auf eine Länge von fast einem halben Meter heranwachsen. In diesem Falle ist es jedoch meist nicht gleichmäßig dick, sondern zeigt den Jahren entsprechend mehr oder weniger tiefe Einschnürungen, so daß man leicht die blütenlosen Jahre am Wurzelstock abzählen kann. (Fig. 606.) Dykes (45) faßt dieses abwechselnde Dicker- und Dünnerwerden als eine Folge stärkerer bezw. schwächerer Assimilationstätigkeit der Blätter auf, so daß das Dickenwachstum des Wurzelstockes im Frühjahr und Sommer üppig, im Herbst und Winter schwach sei. Nun ist jedoch zu beachten, daß die Ausbildung eines solchen Rhizomteiles in der Regel schon vor dem Spätherbst beendet ist, da es sich ja aus den Internodien zwischen den Laubblättern zusammensetzt,

und solche im Herbst gar nicht mehr ausgebildet werden. Wie ich in einer späteren Spezialarbeit ausführlicher klarlegen will, glaube ich, daß diese Einschnürungen des Wurzelstockes phylogenetisch zu erklären sind. Der *Iris*-Wurzelstock ist meines Erachtens entwicklungsgeschichtlich aus einer verlängerten Knolle abzuleiten, wie sie noch *Hermodactylus* und, in kürzerer Form, *Iris reticulata* zeigen. Hier ist infolge des Knollencharakters jeder Jahrgang des unterirdischen Stengelteiles ein in sich abgeschlossenes Gebilde, welches naturgemäß mehr oder weniger stumpf endet, und aus dem sich der Neutrieb, mit einem stielartigen kurzen Internodium beginnend, herausschiebt. Die Abgeschlossenheit jedes Jahrganges liegt aber mehr darin begründet, daß mit Ausbildung der neuen Knolle die alte abstirbt. Man kann nun das *Iris*-Rhizom leicht von diesem Knollentyp ableiten, wenn man annimmt, daß die Ausbildung eines neuen Gliedes nicht das Absterben der älteren zur Folge hat. Es entsteht dadurch eine Kette von Jahrgängen, die erst nach und nach von rückwärts an abstirbt, und die wir deshalb als Rhizom ansprechen müssen. Gewissermaßen als Atavismus bleibt jedoch die Tendenz, alljährlich den Zuwachs mit einer Abstumpfung abzuschließen, bestehen, und führt so zur charakteristischen Einschnürung des Wurzelstockes. (B.)

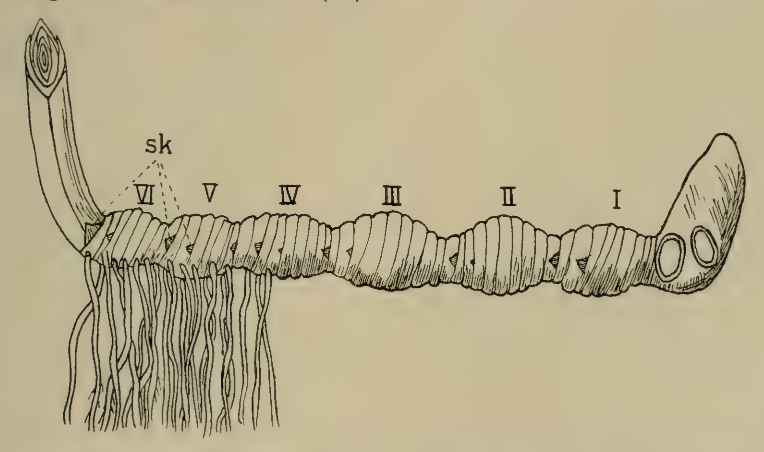


Fig. 606. *Iris Pseudacorus*, Wurzelstock einer seit 6 Jahren nicht blühenden Pflanze. sk Seitenknospen. I—VI die Wurzelstockabschnitte des 1.—6. Jahrringes, durch Einschnürungen von einander getrennt, zeigen die Ansatzstellen der Blätter als Ringelung. Blattreste sind abpräpariert. Die Jahrgänge I—III haben bereits die Wurzeln verloren. (Nach Raunkiär.)

Außer den alljährlichen Haupteinschnürungen geben sich an älteren Rhizomteilen auch die Blattnarben stets deutlich als Rinnen, die rings um den Wurzelstock verlaufen, zu erkennen, sofern nicht, wie dies bei mehreren Arten der Fall ist, die Blattreste länger erhalten bleiben und den Wurzelstock ganz einhüllen. In den Blattachseln liegen überaus häufig kleine Triebknospen, doch kommen diese meist nicht zur Entwicklung, sondern dienen nur als Reserveknospen. Goebel (59) macht darauf aufmerksam, daß bei der Regeneration verstümmelter Rhizome von *Iris* sich eine Polarität bemerkbar macht. Ein isoliertes Rhizomstück, welches noch keine entwickelten Seitensprosse besitzt, und von dem alle Wurzeln entfernt wurden, treibt nach einiger Zeit die an der Spitze des Rhizomstückes befindlichen Reserveknospen aus, während die weiter rückwärts gelegenen in Ruhe bleiben. Gleichzeitig treten, ebenfalls an der Spitze, einige neue Wurzeln hervor, die die jungen Triebe solange ernähren, bis aus deren Basis die Wurzeln hervortreten. Diese Tatsache, daß auch die Wurzeln nicht am Basalende des Rhizomstückes

gebildet werden, sondern in einer nach der Spitze des Wurzelstockes hin fortschreitenden Reihenfolge, erklärt sich daraus, daß der Wurzelstock im Boden horizontal dahinkriecht und von hinten her abstirbt. Dazu kommt jedenfalls, daß Schwertlilien — wenigstens die *Pogoniris* — nach Dykes den Boden außerordentlich erschöpfen, so daß nur am apikalen Ende des Wurzelstockes reichliche Bodennahrung vorhanden sein kann. (Fig. 607.)

Wird eine Pflanze blühreif, so tritt sofort wieder die Analogie zu *Hermodactylus* vor Augen. Die Hauptachse ist nun nicht mehr gestaucht, sondern besitzt vom Grunde an verlängerte Internodien. Die ersten Zwischenknotenstücke des Jahrganges sind dabei noch ziemlich kurz, nur wenige Millimeter lang, die höher gelegenen, die sich nun nach oben aufrichten, nehmen aber rasch an Länge zu, so daß



Fig. 607. *Iris sp.* Austreiben eines scheitellosen Wurzelstockstückes. Zwei Seitenknospen haben am apikalen Ende ausgetrieben, einige Wurzeln haben sich ebenfalls am apikalen Ende gebildet. (Nach Goebel.)

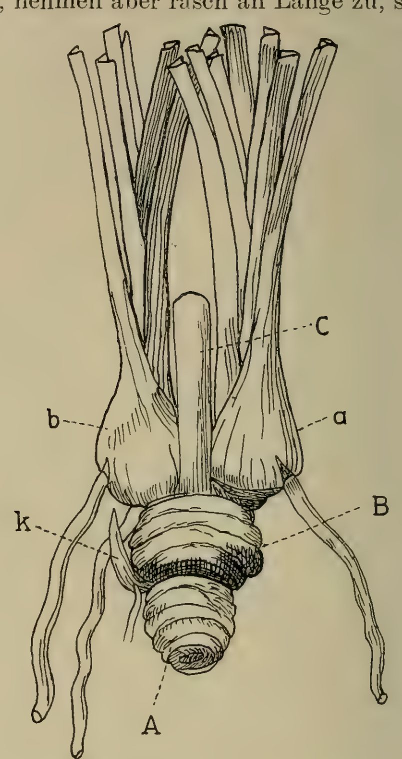


Fig. 608. Rhizom einer blühfähigen *Iris spuria* im November. Hüllen präpariert. A, B Rhizomabschnitt der vorjährigen Jahrgänge, mit Seitenknospe (k). C vorjähriger Blütenstengel, a, b die neben dem Stengel als Seitenknospen von B entstandenen neuen Hauptsprosse. (Nach Raunkiär.)

z. B. bei *Iris Pseudacorus* nach Schumann (135), jedes folgende Internodium doppelt so lang ist als das vorhergegangene. Der Haupttrieb ist damit abgeschlossen, und zugleich mit dem Stengel entwickeln sich aus den vordersten beiden Seitenknospen die neuen Triebe; mitunter kommt es allerdings auch vor, daß sich nur ein Seitentrieb entwickelt. Nach dem Absterben des Blütenstengels wachsen die Seitentriebe heran und nun erscheint das Rhizom dichotom geteilt. (Fig. 608.) Dieser Eindruck wird besonders dann erweckt, wenn eine Pflanze zwar Blüten angelegt hatte, diese jedoch aus irgend einem Grunde nicht zur Entwicklung ge-

kommen sind. Sonst läßt sich aber unschwer die breite Abbruchsnarbe des Stengels zwischen den beiden Seitentrieben erkennen. Die Seitentriebe können schon im folgenden Jahre selbst zur Blüte kommen, doch scheint es meist wenigstens ein ganzes Jahr zu dauern, bevor sie hinreichend erstarkt sind. Durch die Zweiteilung jedes blühenden Rhizomendes ist eine außerordentlich starke vegetative Vermehrung gewährleistet. Da nun überdies die beiden neuen Triebe in einem Winkel voneinander weichen, kommt es, je nach dem Längenwachstum der einzelnen Jahresabschnitte, entweder — bei kurzem Zuwachs — zur Horstbildung (*I. sibirica*) oder zu einer mehr oder weniger ringförmigen Anordnung der Triebe eines Individuums. Das stärkste Längenwachstum zeigt wohl die psammophile *Iris arenaria*. (45, 46, 59, 135.)

Die Blätter der *Iris*-Arten bilden, mit wenigen Ausnahmen, das bekannteste Schulbeispiel für „reitende Blätter“. Das heißt, die Scheiden gehen in der Weise in die Spreite über, daß die breite Fläche der Blattspreite in die Medianebene der Scheide fällt, die die ganze Pflanze bezw. den ganzen Blattfächer in zwei spiegelbildgleiche Hälften teilt. Die Spreite ist daher vertikal-isolateral. Dabei greifen die Flügel der Blattscheiden derart übereinander, daß das jeweils jüngere Blatt in der Nähe der Basis von den Flügeln des nächstälteren mehr oder weniger umfaßt wird, so daß eine von den beiden Blattscheiden gebildete flache Röhre entsteht, innerhalb welcher sich nun die nächsten Blätter entwickeln, die sich ihrerseits wieder vollkommen gleich verhalten. Der streng isolaterale Aufbau ist meist auch weitgehend anatomisch durchgeführt (Fig. 609), indem die Gefäßbündel einander in den beiden Blatthälften fast stets streng gegenüberstehen. Dabei stellen die Gefäßbündel der Spreite keine strenge Fortsetzung der in der Scheide gelegenen dar, sondern werden meist noch durch eine mehr oder weniger große Zahl von kleinen Nebenbündeln ergänzt. Ein Zusammenfließen zweier gegenüberliegender Gefäßbündel mit ihren Gefäßteilen, wie ich dies bei *Tofieldia* feststellen konnte, scheint niemals vorzukommen. Wenigstens bei den dickeren Blättern befinden sich in der Mediane der Spreite zwischen den Gefäßbündeln größere oder kleinere Lakunen. Die nötige Biegungsfestigkeit der Spreiten wie der Scheiden wird dadurch erreicht, daß einesteils der Siebteil aller Hauptgefäßbündel von Sklerenchymkappen eingehüllt ist, anderseits aber auch hypodermatische marginale Faserstränge ausgebildet werden[1]). Goebel (60) weist auch besonders auf die häufig auftretende

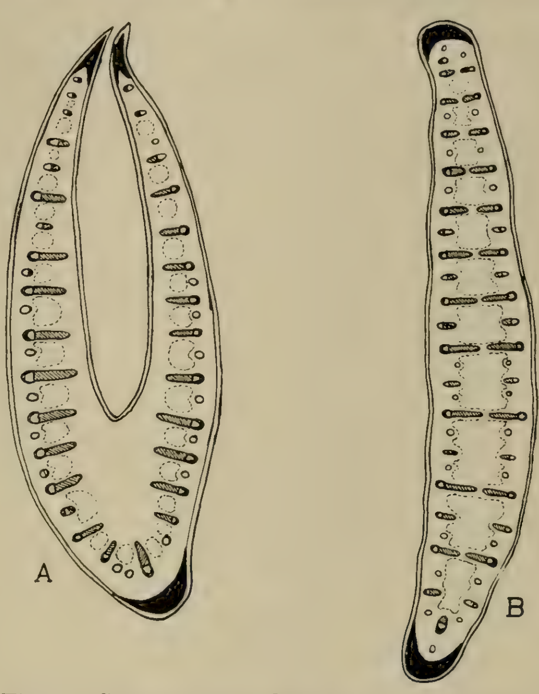


Fig. 609. Schematisierte Querschnitte durch Scheidenteil (A) und Spreite (B) des Laubblattes von *Iris spuria*, Gefäßteil der Gefäßbündel schraffiert, mechanische Gewebe schwarz. Zwischen den Bündeln große Lakunen (gestrichelte Kontur). (Nach Raunkiär).

[1]) Vergl. Balicka-Jwanowska 10.

schraubenförmige Drehung der längeren *Iris*-Blätter hin, die er gleichfalls als Hilfsmittel zur Erhöhung der Festigkeit auffaßt, was Seybold (142) jedoch bestreitet. Mitunter, z. B. bei *Iris Pseudacorus*, wird auch eine besonders kräftige Mittelrippe ausgebildet, die, entsprechend dem isolateralen Aufbau, natürlich wieder von Gefäßbündelpaaren gebildet wird. Diese liegt exzentrisch, mehr der Außenseite genähert, und wendet sich nur am zugespitzten Blattende mit einer Biegung gegen die Innenseite.

Bei einzelnen Arten, z. B. *Iris caespitosa* Pall., kommt nach Velenowsky (152. IV) als tertiäre Anpassung doch eine gewisse Verschiedenheit in der Ausbildung der beiden Blattseitenzustände vor. Bei der genannten Art bildet das Rhizom einen besonders deutlichen kranzförmigen Stock, wobei, wie übrigens auch oft bei *I. graminea*, die Blätter nach außen geneigt erscheinen, da sie keine große mechanische Festigkeit besitzen. Durch diese Lage kommt nun auch bei den reitenden Blättern eine verschiedene Entwicklung der Ober- und Unterseite der ursprünglich monofazialen Blätter zustande, indem die Oberseite sattgrün und glänzend, die Unterseite hingegen matt und graulich ist. Die graue Farbe vieler Schwertlilienblätter kommt durch eine mehr oder weniger starke Wachsausscheidung der Oberfläche zustande, die auch bewirkt, daß selbst die sonst so kletterfähigen Insektenbeine nur wenig Halt finden und ausgleiten. (Knoll 89.)

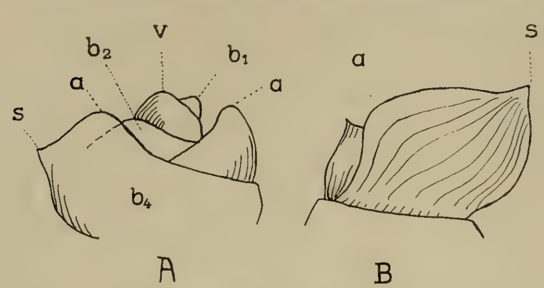


Fig. 610. *Iris variegata*, Entwicklung der Blattanlagen. A jüngeres, B älteres Stadium. V Vegetationskegel, b_1—b_4 Blattanlagen von innen nach außen gezählt, a ursprüngliche Vegetationsspitze der Blätter. S der zur Blattspitze heranwachsende, sekundäre Vegetationspunkt des Blattes. (Nach Goebel.)

Wenn eine Blattanlage am Vegetationskegel sichtbar wird, ist sie noch nicht stengelumfassend. Sie wird es indessen bald, indem ihre Ränder sich seitlich nach vorne schieben und dabei den Vegetationsscheitel umfassen. Die Anlage des Primordialblattes wächst zunächst heran wie ein gewöhnliches Blatt. Während jedoch sonst der Scheitel der Blattanlage an der Spitze des Blattes liegt, liegt er bei *Iris* später an der Stelle, an der die Blattscheide in die Spreite übergeht. Diese Verschiebung hat in der Entwicklung ihre Ursache. Die Blattanlage erfährt nämlich bald in der Dorsalseite ein starkes Flächenwachstum, welches dazu führt, daß die Anlage eine kahnähnliche Gestalt annimmt. Am Rücken ist das Flächenwachstum am stärksten. Dabei behält hier eine Stelle den Charakter eines Vegetationspunktes. Infolgedessen bildet sich eine Vorstülpung, die eben zur Anlage der schwertförmigen Lamina wird. Diese ist aber nur an der Stelle hohl, wo sie in die Scheide übergeht; im übrigen Hauptteil ist sie von Anfang an eine solide Gewebeplatte, in der allerdings später Lakunen entstehen können. Die Blattanlage hat nun also zwei Vegetationsscheitel, einen ursprünglichen dort, wo der Scheidenteil endet, und einen sekundär entstandenen, der schließlich zur Blattspitze wird. (Fig. 610.)

Wenn nun also die Schwertlilienblätter durchaus keine primitiven Organe, sondern stark veränderte monofaziale Blätter sind, so sind doch die Entfaltungsvorgänge überaus einfach und von gleichförmigem Verlauf. Die *Iris*-Blätter zeichnen sich geradezu dadurch aus, daß die Veränderungen, die sie nach ihrer Fertigstellung erfahren, außerordentlich geringfügige sind. Seine vertikale Lage, die das Blatt schon in der Knospenlage besitzt, behält es zeitlebens bei. Goebel (60) ist der Ansicht, daß es nicht geotropisch, jedenfalls aber aphotometrisch sei, was den

offenen Standorten der Schwertlilien entsprechen würde. Letzteres scheint aber nicht immer der Fall zu sein, da Ermann (48) bei *Iris Pseudacorus* die bei Besprechung dieser Spezies näher erläuterte Beobachtung machte, daß im oberen Teil des Blattes mancher, jedoch nicht aller Individuen eine Lichtreizperzeption stattfindet, deren Folge ein Zuwachs in der Basalregion der Blätter ist, welcher eine Drehung in die Nord-Südrichtung herbeiführt. Die aufrechte Stellung der Blätter dürfte nach Goebel (60) durch negativen Geotropismus des Rhizomendes bedingt sein, der später in Transversalgeotropismus übergeht, was übrigens unter bestimmten Umständen auch ausbleiben kann.

Das junge Blatt ist in der Scheide des nächstälteren eingeschlossen und schiebt sich, zunächst durch das Wachstum der Blattspreite, später durch Zuwachs der Blattscheide, aus seiner geschützten Lage heraus. Das Wachstum der Scheide erfolgt interkalar. Dabei wird die Wachstumszone von den älteren Blattscheiden gestützt. Entfernt man diese und hält den Sproß horizontal, so senken sich die jüngeren Blätter, da sie ihr eigenes Gewicht nicht zu tragen imstande sind, bevor im basalen Blatteil die Gewebebildung beendet ist. Goebel weist besonders darauf hin, daß hier eines der Beispiele vorliegt, daß interkalar wachsende Pflanzenteile durch Hüllen festeren Gewebes gestützt werden. Die ganze Lagenveränderung eines Blattes während seiner ganzen Lebensdauer besteht in der fächerartigen Auseinanderdrängung der älteren Blätter durch die heraustretenden jüngeren. Hieraus ist die bekannte Fächerform des *Iris*-Blattbüschels abzuleiten, die anderseits aber auch in der Nichtentwicklung der Internodien ihre Ursache hat. Im Laufe der Entwicklung nimmt die Blattspitze also lediglich zunächst ihren Weg geradlinig aufwärts und dann, bei Nachschub jüngerer Blätter, nach außen seitwärts. (3, 10, 48, 60, 62, 89, 136, 142, 152, **55**.)

Blütenstand: Wenn auch in bezug auf den Blütenstand ziemlich bedeutende Unterschiede sich ergeben, indem alle Übergänge von der terminalen Einzelblüte (*I. pumila*) bis zum reichblütigen Blütenstand etwa einer *I. Pseudacorus*, wie auch von der einblütigen zur vielblütigen Spatha vorkommen, so lassen sich die Blütenstände der Gattung doch alle auf eine Grundform zurückführen, die sich wohl am besten an *I. Pseudacorus* mit ihren zahlreichen Blüten erläutern läßt. Die erste gründliche Beschreibung gab Eichler[1]). Dieser erkannte den Blütenstand als monochasial und beschrieb ihn als Fächel. Diese Erkenntnis wurde nun, obwohl sich einige Unklarheiten dabei ergaben, weiter von den späteren Autoren übernommen und erst Rüter (121) bestreitet die Anlage als Fächel und erklärt auf Grund der Untersuchung fertig entwickelter Teilinfloreszenzen diese als eine Schraubel, die erst später durch Verschiebung fächelförmig wird. Auch Schumann (135) schildert den Teilblütenstand als Fächel, wobei er sonderbarerweise nicht die freie Endspatha, sondern eine Seiteninfloreszenz zur Untersuchung heranzieht, was wegen des Druckes der Hauptachse natürlich noch leichter zu Irrtümern Anlaß geben muß. Das Verdienst, diese Frage — nun wohl endgültig — an Hand von Vegetationspunktuntersuchungen klargestellt zu haben, gebührt J. Haeckel (64), deren Arbeit erst in allerjüngster Zeit erschienen ist, und die die Teilinfloreszenz von *Iris* als Schraubel und zwar schon der Anlage nach erkennt.

Diese Streitfrage beinhaltet jedoch eigentlich stets nur die von einer zweiblätterigen Spatha umschlossene Teilinfloreszenz, während weitaus die meisten der mitteleuropäischen Schwertlilien einen oft großen, aus mehreren derartigen Teilinfloreszenzen zusammengesetzten Gesamtblütenstand aufweisen. Zum Studium der Gesamtinfloreszenz eignet sich besonders der klar aufgebaute Blütenstand von *I. Pseudacorus*, in dessen Beschreibung ich mich namentlich an die Ausführungen von Haeckel (64) und Schumann (135) halte.

[1]) Eichler, Blütendiagramme I. Leipzig 1875.

Wie schon oben erwähnt, verlängern sich die Internodien einer blühfähigen Pflanze derart, daß jedes weitere doppelt so lang ist als das vorhergegangene. Tritt der Stengel, dann aber in den Bereich des eigentlichen Blütenstandes, der etwa aus den Achseln der drei obersten Hochblätter entspringt, so werden die Internodien in der Regel wieder kürzer. Wie die Grundblätter, stehen auch die drei bis sechs Stengelblätter der Blütenstandsachse streng zweizeilig angeordnet,



Fig. 611. *Iris Pseudacorus*, typischer Blütenstand. (Nach I. Haeckel.)

Fig. 612. *Iris Pseudacorus*, seitlicher Teilblütenstand. D Deckblatt (zurückgebogen), ad V adossiertes Vorblatt, daneben die Hauptachse a, d', d'' Vorblätter, fl', fl'' Blüte bezw. Knospen; nähere Erläuterung im Text. (Nach Schumann.)

so daß eine Seitenansicht des Blütenstandes bereits ein sehr übersichtliches Bild ergibt (Fig. 611). Die Stengelblätter nehmen dabei immer mehr Hochblattcharakter

an, indem sich das ganze Blatt mit zunehmender Insertionshöhe verkleinert und dabei besonders die Blattspreite gegenüber dem Scheidenteil mehr und mehr abnimmt. Die unteren Blätter tragen keine Axillartriebe — eine Ausnahme bildet in dieser Hinsicht *I. aphylla* — und der Stengelquerschnitt ist, wohl entsprechend der Belastung in zwei, in einer Ebene liegenden Richtungen, elliptisch. Dies gilt natürlich nur für die Arten mit mehr oder weniger stielrundem Stengel, nicht aber für die Arten mit geflügeltem Stengel wie *I. graminea*. Gewöhnlich tragen die oberen drei Stengelblätter in ihren Achseln Verzweigungen mit Teilinfloreszenzen und werden von Schumann darum als Deckblätter bezeichnet. Durch diese Axillarsprosse wird der Stengel abgeplattet und ist daher im Querschnitt an dieser Stelle nur halbelliptisch. Die Blütenstandsachse endet in einer terminalen Blütengruppe, die von einer zweiblättrigen Hochblattscheide eingeschlossen wird, bei manchen Arten jedoch auf eine einzelne Blüte reduziert sein kann (*I. florentina*). Ebensolche terminale, von einer Hochblattscheide eingehüllte Blüten oder Blütengruppen befinden sich an den Seitenachsen, die aus der Achsel der oberen Hochblätter entspringen und mit einem adossierten Vorblatt beginnen. Diese Seitenachsen können jedoch, wie bei dem von Schumann dargestellten Blütenstand (Fig. 612) gestaucht bleiben, so daß die Seiteninfloreszenz unmittelbar in der Deckblattachsel steckt. Es kommen dadurch auch z. B. bei den *Pogoniris* sehr charakteristische Unterscheidungsmerkmale für die meist sehr ähnlichen Arten zustande, die im speziellen Teil eingehend behandelt werden sollen. Auch das adossierte Vorblatt der Seiteninfloreszenz kann, wenn auch seltener, fertil sein und einen Achselsproß enthalten, der seinerseits abermals mit einem adossierten Vorblatt beginnt. Es ergibt sich demnach für den Aufbau der Gesamtinfloreszenz aus Fig. 611 das in Fig. 613 dargestellte Schema, in welchem jedoch die endständigen Blütengruppen der Einfachheit halber wie eine Einzelblüte dargestellt wurden.



Fig. 613. Schema der Gesamtinfloreszenz von Fig. 611. Die Teilinfloreszenzen sind wie eine Einzelblüte dargestellt. (Nach I. Haeckel.)

Die von Schumann behandelte Seiteninfloreszenz ist zwar wegen der gestauchten Internodien der Seitenachse etwas unübersichtlich, doch hat gerade dieser Umstand wieder den Vorzug, die gegenseitige Stellung der verschiedenen Hochblätter eindringlich vor Augen zu führen. (Fig. 612.) Der Teilblütenstand beginnt mit einem, die Hauptachse umfassenden Deckblatt (D). In ½-Stellung zu diesem liegt, der Hauptachse zugewendet, das adossierte Vorblatt (ad. V). Dieses ist, wie die adossierten Vorblätter aller Seitenblütenstände, ein spitziges, dünnhäutiges Blättchen, welches am Rücken zwei Kiele aufweist, die sich beiderseits an die Hauptachse anlehnen. Ein Flügel des Vorblattes greift, den ganzen Stengel umfassend, mit dem Rand über den zweiten. Diese beiden ersten Blattorgane gehören nun eigentlich noch nicht zur Teilinfloreszenz, sondern stehen bei Seiteninfloreszenzen mit gestreckten Internodien noch an der Seitenachse dicht ober- bezw. unterhalb der Verzweigung. Nun folgen abermals zwei Blätter, von denen das erste (d′) wieder phylloskop liegt, während das nächste (d″) sich wieder der Hauptachse anlehnt. Dies sind nun die eigentlichen Spathablätter, mit denen

die Teilinfloreszenz beginnt, und zwar gleichgültig, ob es die auf der Hauptachse stehende Endinfloreszenz oder ein terminaler Blütenstand einer Seitenachse ist. Wenn wir von dem Deckblatt (D), welches ja der Hauptachse angehört, absehen, so beginnt jeder Seitenblütenstand mit drei Hochblättern, nämlich dem adossierten Vorblatt und zwei Spathablättern. Vorne, das heißt über dem unteren Spathablatt liegt nun die, mehr oder weniger lang gestielte, terminale Blüte (fl'). In der Abbildung ist deren Stellung durch die starke Entwicklung des Achselsprosses aus dem zweiten Spathablatte verschoben und daher etwas unklar. Dieser Achselsproß beginnt nun wieder mit einem zweikieligen adossierten Vorblatt und endigt in der Blütenknospe fl''. Die Achsel dieses adossierten Vorblattes trägt nun abermals einen Axillartrieb, der wieder mit einem — diesmal wieder axoskop gelegenen — Vorblatt beginnt und gleichfalls mit einer Blütenknospe endigt. Ganz analog wiederholt sich dieser Vorgang noch ein- oder sogar mehrere Male. Schumann selbst betont, daß die Blüten nicht durchaus in einer Ebene liegen, sondern die Anlage der letzten Blüte seitlich zur vorhergehenden zu liegen kommt. Doch betrachtet er diese Erscheinung nur als eine durch die Raumverhältnisse bedingte Verschiebung und nimmt die Grundlage in einer Ebene an, so daß er zu dem Resultat kommen muß, der Blütenstand sei eine Fächel.

Nun ist es eine interessante Tatsache, daß das untere Spathablatt ausnahmslos steril bleibt. Eichler (l. c.) faßt dies so auf, daß der Sproß mit Gipfelblüte abschließt, unterhalb derer die obersten Hochblätter — die also dann als den unteren gleichwertig aufzufassen wären — zu einer Spatha bivalvis zusammenrücken, aber nur das oberste einen Sproß mit adossiertem Vorblatt entwickelt. Nun sind jedoch die unteren Hochblätter fertil und das oberste ebenfalls, und es ist daher nicht recht erklärlich, wieso dann gerade das vorletzte steril bleiben müßte. Wydler (159) hält es für wahrscheinlich, daß der Druck des Fruchtknotens der über dem unteren Spathablatt liegenden Gipfelblüte diese Sterilität veranlasse. Doch wird diese Ansicht hinfällig durch die Tatsache, daß gerade der Fruchtknoten sich erst spät entwickelt. Auch bemerkt ja Eichler ausdrücklich, daß der Achselsproß des oberen Spathablattes nur noch ein adossiertes Vorblatt aufweist, im Gegensatz zu den Achselsprossen anderer Hochblätter, die außer diesem eben noch die zweiblätterige Spatha ausbilden, und zwar, wie wir bei Schumann gesehen haben, auch dann, wenn der Achselsproß gestauchte Internodien aufweist. Haeckel erklärt nun diese Tatsachen aus dem Vergleich mit anderen, mehrblütigeren Iridaceen (*Libertia* und *Aristea*) dahin, daß die Spatha aus Deckblatt und Vorblatt, ursprünglich auch bei den Iridoideen ausschließlich vorhandener Seiteninfloreszenzen bestehe, da bei *Libertia* und *Aristea* noch das untere Spathablatt als Deckblatt, das obere als Vorblatt auftritt. Demnach ist aber auch die Gipfelblüte von *Iris* keine echte Gipfelblüte, sondern die ursprüngliche Achselblüte des unteren Spathablattes und erst durch die Reduktion ursprünglich komplizierterer, rispiger (!) Blütenstände an das Sproßende gerückt. Diese Deutung frappiert jedoch umsomehr, als Haeckel selbst bei sorgfältigster Untersuchung niemals eine Spur einer freien Achsenendigung finden konnte.

Auch das zweikielige adossierte Vorblatt der Schwertlilien war lange Zeit nicht aufgeklärt. Payer (111) und später auch Heinricher (68) fanden seine Entstehung aus zwei Primordien. Dennoch nimmt Eichler seine Einheitlichkeit an und zwar aus deren Anschluß an das Perigon der dazugehörigen Blüte. Heinricher (68) konnte auch tatsächlich bei *Iris*, obwohl deren äußeres Perigon gewöhnlich gleichzeitig auftritt, ein leichtes Voraneilen des unpaarigen Abschnittes feststellen. Haeckel erkennt nun aus der Untersuchung der Anlagen, daß das zweikielige Vorblatt einem einzigen Blatt entspricht. Derjenige Blattkiel, vor welchem bei Fertilität des Vorblattes jeweils der Achselsproß auftritt, sei die tat-

sächliche Blattmitte, der zweite Kiel ist hingegen als eine, allerdings bereits entwicklungsgeschichtlich festgelegte, sekundäre Bildung aufzufassen.

Diese Resultate erhält Haeckel aus der Untersuchung der Blütenstandsanlagen verschiedener *Iris*-Arten, wobei sie besonders noch darauf hinweist, daß die Art ganz nebensächlich sei, indem die Verhältnisse in der Anlage stets die gleichen sind.

Die jungen Blütenstandsanlagen sind schon durchschnittlich etwa 8 Wochen nach der Blütezeit zu finden. Dabei ist zu beobachten, daß der terminale Blütenstand in der Entwicklung dem seitlichen weit vorauseilt. An der jungen Gesamtinfloreszenz fällt der bedeutende Unterschied in der Größe des terminalen Vegetationskegels gegenüber den Anlagen der axillären Blütenstände auf, die man schon deutlich in den Achseln der Hochblattanlagen als kleine halbkugelige Höcker an beiden Seiten der noch ganz kurzen Hauptachse erkennen kann. (Fig. 614.) In

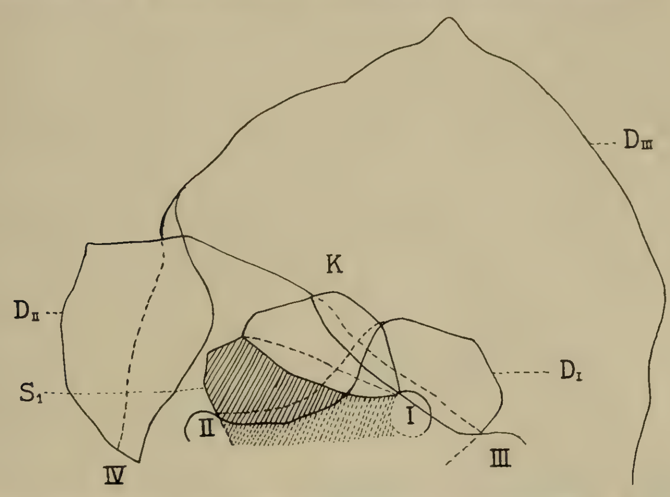


Fig. 614. Erste Anlage einer *Iris*-Gesamtinfloreszenz (*I. Bulleyana*). K Vegetationskegel der Hauptachse, von dem sich erst das untere Spathablatt (S_1) der Endspatha abgegliedert hat. I—IV die noch sehr kleinen Anlagen der Tochterachsen, D I—DIII die dazugehörigen Deckblätter, das unterste (D IV) entfernt. (Nach Haeckel.)

diesem Stadium fällt auch die Überdachung des Vegetationskegels durch die Blattanlagen der Hauptachse auf, die kappenartig über die Vegetationsspitze gestülpt erscheinen. Die Größe der Seiteninfloreszenzanlagen nimmt dabei deutlich von unten nach oben ab. Akropetale und basipetale Entwicklungstendenz liegen hier noch im Wettstreit, doch ist durch die starke Bevorzugung der terminalen Infloreszenz, auch gegenüber der untersten, also größten seitlichen Anlage schon das spätere Überwiegen der basipetalen Richtung angedeutet. Erst zu dem Zeitpunkt, in dem der endständige Vegetationskegel nicht nur beide Spathablätter, sondern auch bereits die erste Blüte ausgebildet hat, beginnt die Differenzierung der seitlichen Blütenstandsanlagen.

Für gewöhnlich wird die Bevorzugung des Endblütenstandes im Laufe der weiteren Entwicklung wieder wettgemacht, sie kann aber bei manchen Arten zur ganzen oder doch teilweisen Unterdrückung der Seitenachsen führen. So werden bei *Iris pumila*, *I. chamaeiris*, *I. chrysographes* u. a., die nur eine einzige, terminale Spatha fertig entwickeln, sämtliche, bei anderen, wie *I. sibirica*, die unteren Seitenachsen dauernd unterdrückt, das heißt, sie bleiben in ganz jungen Entwicklungsstadien stehen.

Die Entwicklung des endständigen Vegetationskegels zeigt Fig. 615 a—f. Zunächst wird ein ringförmiger Wall ausgebildet, der den Vegetationskegel rings umfaßt und auf einer Seite höher liegt als auf der anderen. Es ist die Anlage des unteren Spathablattes. Das zweite Spathablatt tritt zunächst als ein schwacher Wulst auf der dem ersten entgegengesetzten Seite des Vegetationskegels in Erscheinung (Fig. 615 a). Im nächsten Verlauf der Entwicklung umfaßt diese Anlage jedoch den Vegetationskegel nur kaum zur Hälfte. Schon während er sich wellig auszubilden beginnt, erkennt man eine Einkerbung am Scheitel des Vegetationskegels (Fig. 615 b), die sich vertieft und schließlich zur Trennung des Vegetations-

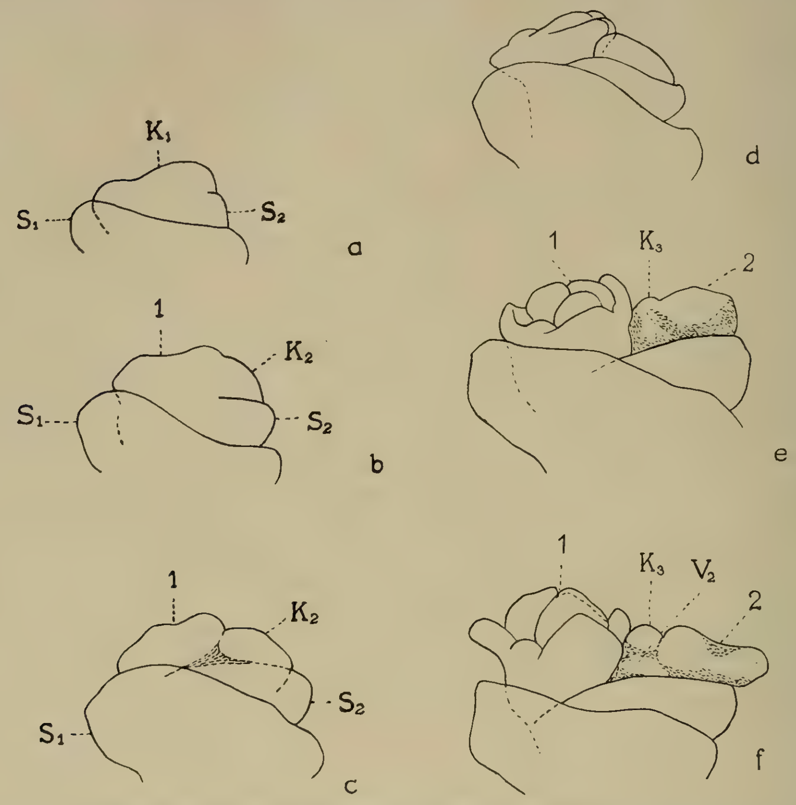


Fig. 615. a—f Entwicklung der Endspatha und der Spathablüten von *Iris*. S_1 unteres, S_2 oberes Spathablatt. K_1, K_2, K_3 Vegetationskegel vor Ausgliederung der Blüte 1 bezw. 2, 3, V_2 Vorblatt der Blüte 2. (Nach Haeckel.)

kegels in einen größeren über dem ersten und einen kleineren über dem zweiten Spathablatt liegenden Teil führt. Aus dem größeren Teil bildet sich die erste Blüte; der Rest schließt sich anfangs noch vollkommen der ihm zugekehrten Seitenfläche derselben an (Fig. 615 c, d) und beginnt sich erst zu differenzieren, wenn die Höcker, aus denen die Anlagen des äußeren Perigons, der Antheren und des inneren Perigons der ersten Blüte hervorgehen, schon deutlich ausgebildet sind. (Fig. 615 e.) Zwischen dem restlichen Vegetationskegel (K_2) und der Endblüte entwickeln sich nun getrennt als kleine Höcker die ersten Anlagen des später einheitlichen Vorblattes V_2. (Fig. 615 f und Fig. 616.) Dann gliedert sich auch dieser Vegetationskegel ganz analog wie bei der Abgliederung der ersten Blüte in einen größeren und einen kleineren Komplex. Bis dahin verläuft die Anlage der einzelnen Infloreszenzteile entsprechend

dem zweizeiligen Aufbau des vegetativen Sprosses noch durchaus in median symmetrischem Aufbau. Der zwischen erster und zweiter Blüte übrig bleibende Vegetationskegel, aus welchem die dritte und die weiteren Blüten samt deren adossierten

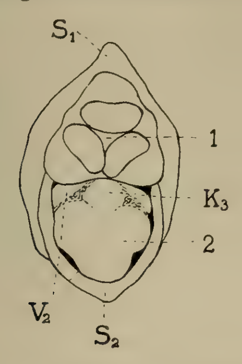


Fig. 616. Spatha im Stadium der Fig. 615 e in der Aufsicht, Bezeichnung wie in Fig. 615. (Nach Haeckel.)

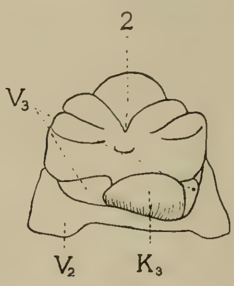


Fig. 617. Etwas ältere *Iris*-Spatha; Blüte 2 nach Entfernen der beiden Spathablätter und der ersten Spathablüte von innen gesehen. V_3 Vorblatt der künftigen Blüte 3, die sich von K_3 abgliedern wird. (Nach Haeckel.)

Vorblättern entstehen sollen, zeigt jedoch bald exzentrisches Wachstum, so daß er bald in die rechte, bald in die linke Achsel des Vorblattes V_2 rückt, welches bis dahin bereits zu einem einheitlichen Organ geworden ist. (Fig. 617.) Adossiert zur zweiten Blüte entsteht nun das Vorblatt zur dritten, in dessen rechte oder linke Ecke, ganz entsprechend der Seite der ersten Exzentrizität, wieder der Vegetationskegelrest rückt, und so fort, bis das ganze embryonale Gewebe aufgebraucht ist. Die Anlage der dritten Blüte liegt also zwar noch in der Medianebene zwischen der ersten und zweiten, wird aber exzentrisch, sobald die zweite vollständig abgetrennt wird. Die vierte, wie auch alle weiteren Blüten werden hingegen von vornherein exzentrisch angelegt. Die weiter folgenden Blüten bleiben auf immer jüngeren Entwicklungsstadien stehen, so daß zur Zeit des Verblühens der ältesten Blüten die jüngsten noch kaum differenziert sind. An einem Querschnitt durch eine etwas ältere Spatha läßt sich dann auch die Anordnung der Blüten und Vorblätter leicht erkennen. Von der dritten Blüte an beginnt die schraubelige Anordnung. Das

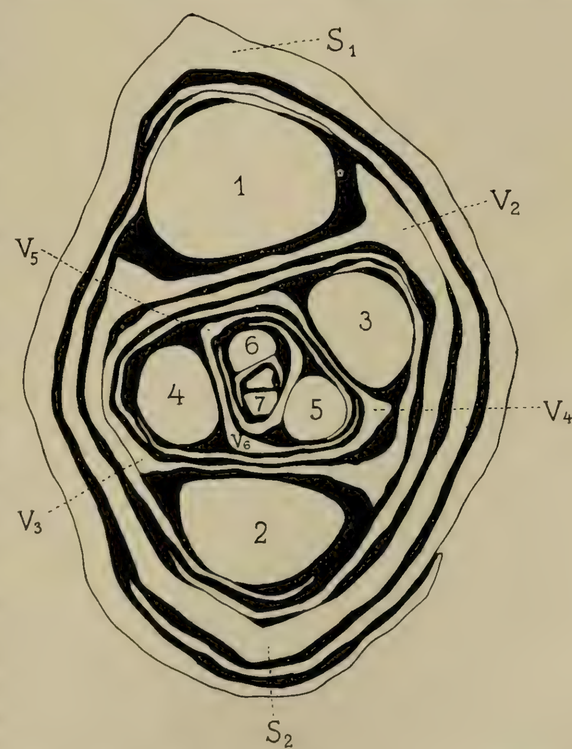


Fig. 618. Querschnitt durch eine ältere Spatha von *Iris Pseudacorus*. 1—7 Blüten, V_2—V_7 Vorblätter der Blüten 2—7, S_1 unteres, S_2 oberes Spathablatt. (Nach Haeckel.)

gegen die erste Blüte adossierte Vorblatt der zweiten Blüte wird dabei gleichzeitig zum Deckblatt von Blüte 3, das Vorblatt der dritten wird zum Deckblatt der vierten und so geht es analog weiter. (Fig. 618.)

Bei den seitlichen Teilblütenständen bilden sich zunächst an der adaxialen Fläche des sonst noch unentwickelten seitlichen Höckers, zu dem Zeitpunkt, an dem die Terminalinfloreszenz bereits die erste Blütenanlage ausgebildet hat, die anfangs getrennten, später aber einheitlichen Anlagen des adossierten Vorblattes des Seitensprosses, in Form kleiner Höcker. Die weitere Entwicklung der seitlichen Blütenstände samt ihren beiden Spathen erfolgt ganz in der gleichen Weise wie die des endständigen Blütenstandes. Da die Seiteninfloreszenzen zu diesem Zeitpunkt jedoch noch, von ihren Deckblättern fest eingehüllt, der Abstammungsachse dicht anliegen, ergibt sich aber insoweit ein Unterschied, als hier schon die zweite Blüte — durch Raummangel veranlaßt —, in die Schraubelbildung eingeht. (Fig. 619.) Sobald jedoch die Entwicklung des Seitensprosses so weit vor-

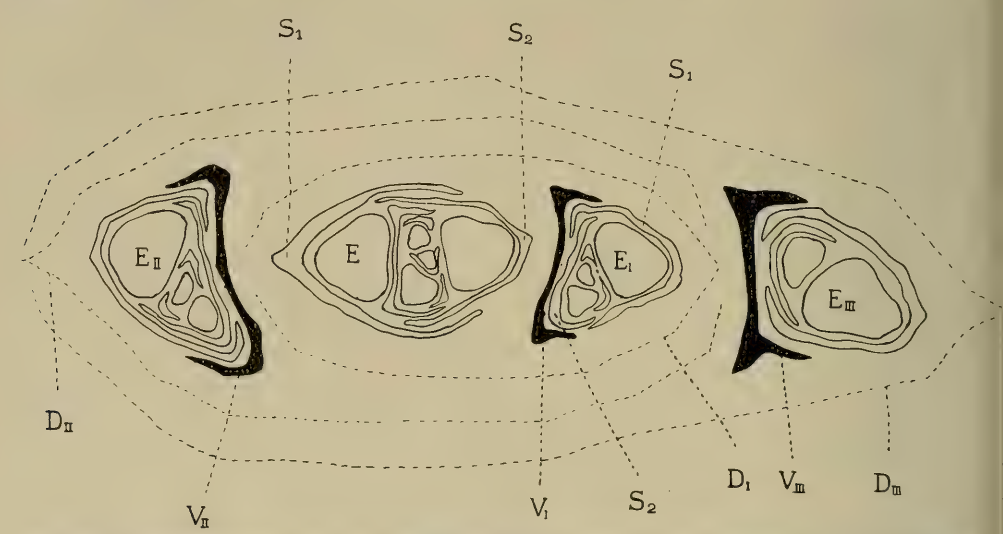


Fig. 619. Querschnitt durch eine junge Gesamtinfloreszenz (*Iris orientalis*). E Endinfloreszenz der Hauptachse, S_1, S_2 deren Spathablätter, EI, EII, EIII Endinfloreszenzen der Tochterachsen I, II, III, s_1, s_2 deren Spathablätter. D I—D II abpräparierte Deckblätter der Tochterachsen. (Nach Haeckel.)

geschritten ist, daß die Hemmung durch die Hauptachse wegfällt, stellt sich die zweite Blüte wieder der ersten annähernd diametral gegenüber und behält diese Stellung auch im fertigen Zustand bei; es macht sich also auch hier die ursprüngliche Tendenz, erst mit der dritten Blüte die Schraubel zu beginnen, geltend. Vorübergehend kann auch das obere Spathablatt, welches wie das adossierte Vorblatt der Hauptachse zugekehrt liegt, durch den Druck, den diese ausübt, zweikielig werden. Treten auch, wie bei *I. Pseudacorus*, Tochterachsen zweiter Ordnung auf, so entstehen sie in der Achsel des adossierten Vorblattes der Tochterachse erster Ordnung und beginnen entsprechend ihrerseits mit einem Vorblatt, welches mit dem Rücken der Tochterachse erster Ordnung zugekehrt ist.

Wie eine Reduktion der Tochterachsen zugunsten der Endinfloreszenz, kann auch innerhalb der Spatha eine Reduktion in der Zahl der Blüten stattfinden. Zwar findet man bei genauer Untersuchung solcher einblütiger Spathen in jüngeren Stadien stets an der vom oberen Spathablatt gedeckten Seitenfläche der Blüten-

achse einen kleinen Höcker, der als Rest des ursprünglichen Vegetationskegels aufzufassen ist, doch hat in diesen Fällen bereits die Endblüte so viel vom Material des ursprünglichen Vegetationskegels verbraucht, daß zur Entwicklung einer weiteren nicht mehr genug übrig blieb. Dafür sind die Blüten solcher einblütigen Spathen, im Verhältnis zu denen vielblütiger, stets sehr groß. Es kommt also je nach dem Verbrauch der ersten Blüte entweder zu vielblütigen Spathen, wie etwa bei *I. Pseudacorus*, bei der von den meist 6—8 angelegten Blüten 4—5 zur Entfaltung kommen, deren Blüten dann aber kleiner sind, oder zu zwei- oder gar einblütigen Spathen mit großen Blüten, z. B. bei *I. florentina*. Diese Reduktion der Blütenzahl geht aber ganz unabhängig von einer allfälligen Reduktion in bezug auf die Seitenachsen vor sich (64, 68, 111, 121, 135, 159).

Die **Blüte** der Schwertlilien stellt zweifellos einen der merkwürdigsten Organisations- und Bestäubungstypen des ganzen Pflanzenreiches dar, den man als zusammengesetzten dreifachen Lippenapparat bezeichnet hat. Troll (150) bezeichnet in sehr charakterisierender Weise die drei einzelnen Lippen als Sekundärblüten, da sie sich tatsächlich wie drei einzelne Blüten verhalten, die ganze Blüte ihrer Organisation nach infolgedessen den Charakter eines Blütenstandes zeigt.

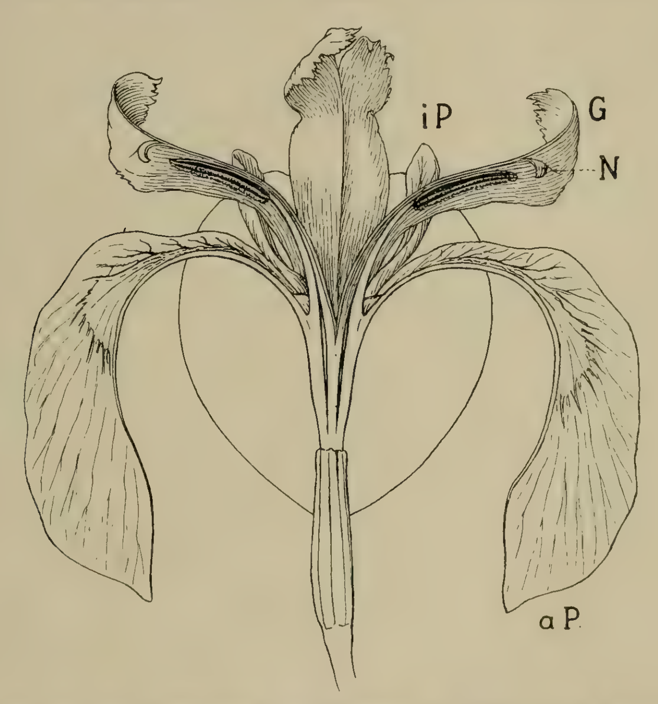


Fig. 620. Blüte von *Iris Pseudacorus* als Typus. Die Blüte ist so aufgeschnitten, daß sich die zwei Schnittflächen in der Blütenmitte unter 120° treffen, infolgedessen die beiden seitlichen Lippenapparate halbiert sind. iP innere, a P äußere Perigonabschnitte, Gr Griffelast, N Narbe. (Original K.)

Die meist mehr oder weniger gestielte Blüte (Fig. 620) besitzt einen unterständigen, in der Regel mehr oder weniger abgerundet-dreikantigen Fruchtknoten. Dieser ist dreifächerig und zwar in der Weise, daß die Scheidewände von der Mitte der drei Seitenflächen, nicht der Kanten, ausgehen. Diese Abteilung des Fruchtknotens führte zwar zur Abgliederung der Gattung *Hermodactylus* mit einfächerigem Fruchtknoten von *Iris*, doch ist sie z. B. bei *I. pumila* keine vollständige, indem

im oberen Teile des Fruchtknotens die drei Scheidewände einander nicht berühren. Die Lage des Fruchtknotens im Blütenstand ist eine solche, daß er der Abstammungsachse eine Fläche zuwendet. Die dreikantige Abplattung wird nach Schumann (135) durch die Aufstellung der Blüte zwischen einer Achse und einem scheidenartig umfassenden Deckblatt bedingt. Da die Scheidewände des Fruchtknotens in der Mitte der Abplattungsflächen liegen, fallen — in bezug auf das Deckblatt — zwei Fächer nach rückwärts (axoscop) und eines nach vorne (phylloscop). Die zahlreichen anatropen Samenanlagen sind in zwei Zeilen in jedem Fach an einer wenig vorspringenden Samenleiste in den Innenwinkeln angeheftet. Sie stehen horizontal, dabei ist die Mikropyle nach unten und innen gewendet. Die Samenanlagen, die ein mehrschichtiges äußeres und ein zweischichtiges inneres Integument besitzen, zeichnen sich übrigens — wie bei den Iridaceen überhaupt — durch besondere Größe des Embryosackes und seiner Organe aus, so daß schon Hofmeister (81, 82) an ihnen den Befruchtungsvorgang und die Embryobildung studieren konnte. Es würde jedoch den Rahmen dieses Werkes überschreiten, wenn ich darauf näher eingehen wollte, weshalb die darauf bezügliche Literatur nur im Literaturverzeichnis aufgenommen wurde.



Fig. 621. Knospe von *Iris Pseudacorus* (Orig. B.).

Aus dem, bei den *Spuriae* geschnäbelten, Fruchtknotenende erhebt sich die zylindrische bis trichterförmige Perigonröhre. Sie variiert in der Länge von der kurzen Röhre etwa der *I. graminea* bis zur bedeutenden Länge bei *I. pumila*, bei welcher der Fruchtknoten im Laubblattbüschel mitunter selbst unter der Erde verborgen bleibt. Besonders bei so langen Perigonröhren kommt es nicht selten auch zu einer teilweisen, ja selbst vollständigen Verwachsung der Griffelkanten mit der Perigonröhre. Diese entsteht übrigens, wie dies bei verwachsenen Perigonabschnitten fast immer der Fall ist, nicht durch tatsächliche Verwachsung der Ränder freier Perigonblätter, sondern diese werden ursprünglich einzeln und in zwei Kreisen angelegt, wobei die äußeren Abschnitte den inneren in der Entwicklung weit voraneilen, und schließlich durch einen gemeinsamen, rings um die Blütenanlage verlaufenden Ringwall emporgehoben, der sich im Laufe der Entwicklung zu einer mehr oder weniger langen zylinder- oder trichterförmigen Röhre verlängert.

Die Perigonabschnitte liegen in der Knospenlage kontort. (Fig. 621.) Innerer und äußerer Kreis sind auffallend verschiedenartig. Die Abschnitte des äußeren Kreises sind sets wohlentwickelt, abstehend oder zurückgeschlagen; sie bestehen stets aus zwei Teilen, einem stets mehr oder weniger großen auffallenden Endlappen, der fast immer nach unten mehr oder weniger stark zurückgeschlagen ist — eine Ausnahme bildet da z. B. *I. graminea* — und als Schauapparat und Anflugplatz für die Bestäuber dient. Dieser ist daher stets lebhaft gefärbt, meist mit einer als Saftmal dienenden auffallenden Zeichnung. Der rückwärtige Teil des äußeren Perigonblattes ist meist mehr oder weniger schmal, nagelartig, mit aufwärts gebogenen Rändern, die ihn zu einer, von der Seite unzugänglichen Rinne gestalten. Auf der Oberseite sind die äußeren Abschnitte glatt, höchstens mit einzelligen Papillen besetzt oder aber sie tragen einen schmalen, raupenähnlichen, aus zahlreichen, vielzelligen Papillen gebildeten Bart (*Pogoniris*), der zur weiteren Verengung des Blüteneinganges dient. Die inneren Perigonabschnitte stehen aufrecht und sind im Bau einfacher, häufig aber deutlich in einen schmalen Nagel verengert. Sie sind entweder groß und dienen dann zur Erhöhung der Auffälligkeit der Blüte, oder sie sind mehr oder weniger

verkümmert, klein und unauffällig und verwelken oft noch während der Anthese (*I. Pseudacorus*). Ich möchte hier gleich darauf hinweisen, daß wir, im Gegensatz zur englischen Terminologie, in der deutschen noch keinen einfachen Ausdruck zur Unterscheidung der inneren und äußeren Perigonabschnitte der Schwertlilien besitzen. Die englische Terminologie bezeichnet die inneren Perigonabschnitte, ihrer aufrechten Haltung wegen, als ,,standarts", die, meist abwärts gebogenen äußeren als ,,falls". Dieser letztere Ausdruck läßt sich nun schwer ins deutsche übertragen, weshalb ich einfach den Ausdruck: ,,Lippe" für die äußeren Abschnitte vorschlagen möchte. Hingegen erscheint mir der Name ,,Standarten" für die inneren Perigonabschnitte sehr brauchbar. Ich will daher, um der schleppenden häufigen Wiederholung der Ausdrücke innere bezw. äußere Perigonabschnitte zu entgehen, im weiteren diese beiden Ausdrücke, also ,,Standarten" für die inneren, ,,Lippen" für die äußeren Abschnitte anwenden.

Von den beiden Staubblattkreisen ist zwar nur der äußere entwickelt, doch treten verhältnismäßig häufig — und auch an wildlebenden Arten — Rudimente oder selbst ganze Staubblätter des inneren Kreises auf. (Vergl. Döll[1]), Heinricher 68—75.) Die nicht sehr langen aber kräftigen Filamente sind der Blumenkronröhre in der Höhe der Zerteilung in die Abschnitte eingeheftet. Sie neigen sich in einem Bogen über die Lippe, so daß die extrorse große Anthere etwa parallel zu deren rückwärtigem Teil zu stehen kommt, wobei der Abstand von der Lippe nach Art und — wie weiter unten gezeigt wird — biologischen Rassen variiert.

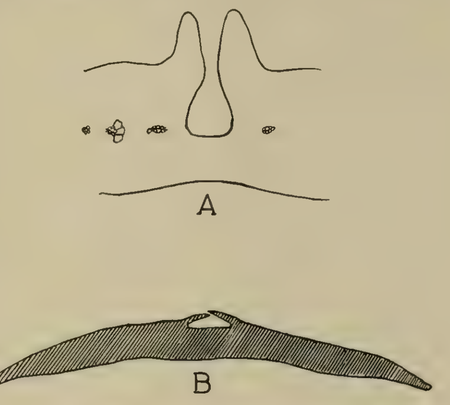


Fig. 622. A Querschnitt durch die Mitte eines jungen Griffelastes; der Rückenkanal ist noch offen. B Schematischer Querschnitt durch einen reifen Griffelast mit bereits geschlossenem Rückenkanal (*Iris versicolor*). (Nach Sawyer.)

Der eigentümlichste und am meisten charakteristische Teil der *Iris*-Blüte ist jedoch der Griffel. Dieser teilt sich in der Höhe der Staubblattinsertion oder schon etwas unterhalb derselben in drei Äste. Diese sind blumenblattartig verbreitert und nach außen über die Lippe gebogen, gleichzeitig auch im Querschnitt gewölbt und gehen in zwei meist aufgerichtete Endlappen über. An der Stelle, an der die Endlappen beginnen, liegt an der Unterseite als ein ligulaartiges, verschieden geformtes Läppchen, die Narbe. Auf der Rückenseite besitzen die Griffeläste einen Kiel, der jedoch in Wirklichkeit ein feiner Kanal ist, durch welchen die Pollenschläuche wachsen. In der Jugend ist dieser Kanal offen, indem seine beiden Ränder aufrecht stehen. (Fig. 622 A.) Beim reifen Griffelast legen sich die Ränder aneinander, so daß der Kanal geschlossen wird. (Fig. 622 B.) Sawyer (124) ist der Ansicht, daß eine Wachstumsförderung der Pollenschläuche innerhalb des Kanales stattfindet, indem diese sich rascher entwickeln als in Nährlösung gezogene.

Durch diese Formung der Griffeläste werden diese zur Oberlippe je einer der drei Sekundärblüten. Die Grundlage dieser Veränderung wurde schon von Celakovsky (30) erkannt. Troll (150) konnte Celakovskys Feststellungen bestätigen und zeigte die Entwicklungsgeschichte der *Iris*-Blüte durch den Vergleich mit der vollkommen radiären *Crocus*-Blüte.

Bei *Crocus* liegen die Verhältnisse sehr einfach. Die für die Monocotylen typischen sechs Perigonabschnitte sind zu einer Röhre verwachsen, durch die der Griffel

[1]) Döll, Flora des Großherzogtums Baden, Karlsruhe 1857.

zum unterständigen Fruchtknoten verläuft. Der Griffel ist etwas dreikantig, und zwar so, daß jede Kante einem Karpid des Fruchtknotens, also einem Fruchtknotenfach entspricht. Oben spaltet sich der Griffel in drei Äste, die wieder den einzelnen Fruchtblättern entsprechen, das heißt also, die im Fruchtknoten und im Griffel miteinander verwachsenen Karpiden treten auseinander. Es erklärt sich auf diese Weise zwanglos die trichterförmige Gestalt der Griffeläste. Der Rand der mit Papillen besetzten Fruchtblattspitze ist nun die eigentliche Narbe. Die Antheren sind auch schon bei *Crocus* groß und extrors, was eben erst die Umwandlung der streng radiären. einheitlichen Blüte in eine *Iris*-Blüte ermöglicht. (Fig. 623 A, 624 A.)

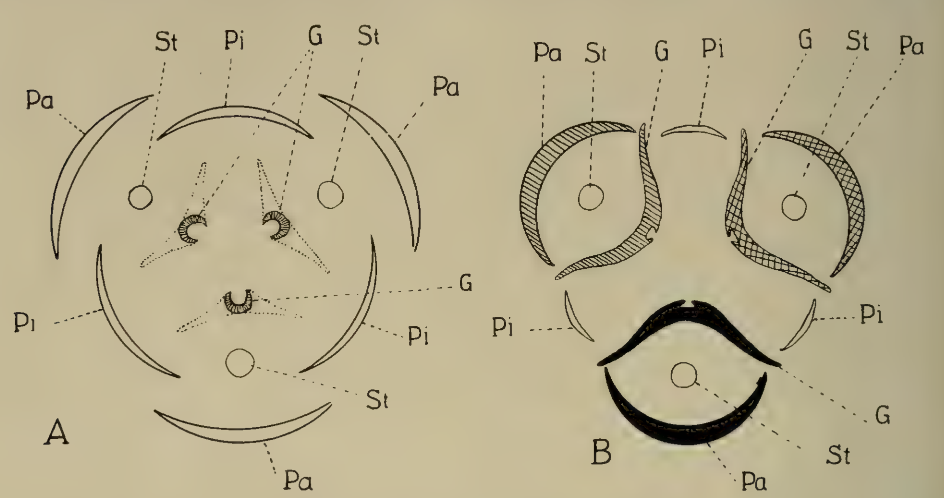


Fig. 623. Vergleichende Darstellung der Diagramme der Blüten von *Crocus* und *Iris*. *I. Crocus*; im Zentrum die Querschnitte der Griffeläste; die Veränderungen, die sich mit diesen bei *Iris* vollzogen haben, sind mit punktierten Umrissen angedeutet. II. *Iris*; veranschaulicht die Aufteilung in drei lippige Sekundärblüten. Zu jeder Sekundärblüte gehört ein Blatt des äußeren Kreises, ein Staubblatt und ein Griffelast. Pa äußere, Pi innere Perigonabschnitte, St Staubblatt, G Griffelast. (Nach Troll.)

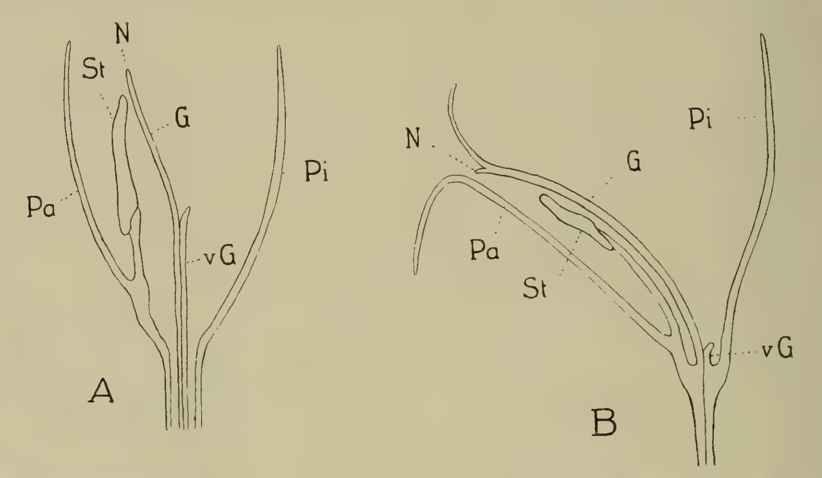


Fig. 624. Vergleichendes Längsschnittschema der Blüte von *Crocus* (A) und *Iris reticulata* (B). Pa äußeres, Pi inneres Perigonblatt, St Staubblatt, vG verwachsener Teil des Griffels, G Griffelast, N Narbe. (Nach Troll.)

Bei *Iris* ist nur ein Teil des Perigons am Aufbau der „Blüten"-Gestalt, d. h. der biologischen Einzelblüte oder, nach Troll Sekundärblüte, beteiligt. Jedes der drei äußeren Glieder des Perigons wird zur Grundlage einer dorsiventralen Sekundärblüte, die durch je eine Anthere und einen Griffelast ergänzt wird. Verständlich wird diese Umwandlung aus den Diagrammen (Fig. 623) und Längsschnittbildern (Fig. 623). Das Diagramm (Fig. 624 A) der *Crocus*-Blüte ist in der Weise aufgenommen, daß es den Schnitt in einer Höhe, in der der Griffel schon geteilt ist, zeigt. Dadurch ist der rinnenförmige Querschnitt der Griffeläste deutlich gemacht. An diesen sind die Veränderungen, die bei der Bildung der Schwertlilienblüte stattfinden, in punktierten Umrißlinien angedeutet. Hierdurch wird das, ebenfalls in einer Höhe über der Teilungsstelle dargestellte *Iris*-Diagramm (Fig. 623 B) sogleich verständlich. Durch Hinneigen der Griffelschenkel zum entsprechenden äußeren Perigonsegment, und ihre gleichzeitige Verbreiterung durch seitliche Flügelbildungen wird die Blüte in drei in sich geschlossene Teilblüten zerlegt. Die Rinne der Narbenäste bei *Crocus* ist nun relativ außerordentlich klein und in den Hintergrund gerückt worden; die inneren Perigonabschnitte sind gänzlich überflüssig und für die Sekundärblüten belanglos, daher oft wesentlich verkleinert. Nun müssen sich die äußeren Perigonabschnitte jedoch auch umwandeln. Die aufrechte Stellung, die bei *Crocus* vorherrscht, kann bei einer dorsiventralen Lippenblüte nicht beibehalten werden. Es erfolgt daher eine mehr oder weniger weitgehende Senkung der ganzen Teilblüte und damit des Perigonabschnittes nach außen. (Fig. 624.) Das Perigonsegment muß zur Unterlippe werden und daher zwei Aufgaben erfüllen: den seitlichen Verschluß der Lippenblüte und den gleichzeitig als Schauapparat dienenden Anflugplatz bilden. Die letztere Aufgabe wird erfüllt durch Verbreiterung und Absenkung des Endlappens. Die Tendenz zu solchen Veränderungen macht sich ja schon bei den *Crocoideae* bemerkbar (*Crociris*). Hand in Hand mit der Verbreiterung geht auch die lebhaftere Färbung mit Ausbildung einer mehr oder minder ausgeprägten und auffallenden Saftmalzeichnung am Endlappen. Den seitlichen Verschluß bildet der rückwärtige Teil des Perigonblattes, indem sich dessen Ränder nach oben biegen, so daß eine steile, nach oben offene, jedoch von dem als Oberlippe ausgebildeten Griffelast abgeschlossene Rinne entsteht. Eine lebhafte Färbung dieses Blütenteiles wäre zwecklos, weshalb auch die Färbung der Rinne immer mehr oder weniger unscheinbar ist. Durch die Neigung des ganzen Apparates nach außen erfährt aber auch das Filament eine Krümmung nach außen. Die ganze Umbildung der Blüte ist nur dadurch möglich, daß die Anthere extrors ist, so daß sie nun mit ihrer pollinierenden Außenseite einen Teil des Gaumens der Lippenblüte bildet. Den Gaumen der Lippenblüte bildet der umgewandelte Griffelschenkel, dessen beide Endlappen den zweiteiligen Saum der Oberlippe bilden. Die Narbe liegt nun wie eine Ligula an der Unterseite des Vorderrandes der Oberlippe. Früher wurde sie auch tatsächlich für eine liguläre Bildung gehalten. Erst durch Čelakovsky (30) wurde festgestellt, daß sie das tatsächliche Ende des Griffelastes sei, die beiden Endlappen aber seitliche Excrescenzen, die allerdings, im Gegensatz zu den sonst gewohnten Verhältnissen, meist stärker entwickelt sind als der eigentliche Endlappen. Er leitet diese Auffassung aus der Erkenntnis ab, daß der dorsale Kiel des Griffelschenkels ein Kanal ist, dessen Ränder eng aneinander gepreßt liegen, und den er als die entwicklungsgeschichtliche Ober- bezw. Innenseite des Fruchtblattes erkennt. Die Ränder dieses Kanals gehen nun in den Innenrand je eines der beiden Endlappen über. Noch klarer wird die Erklärung durch Trolls (150) entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen junger Griffeläste. (Fig. 625.) Ein Querschnitt durch die drei Griffeläste einer noch jungen Knospe zeigt noch ein Verhältnis zwischen Kanalgröße und Griffelbreite, welches deutlich an die rinnen- oder trichterförmigen Griffeläste von *Crocus* erinnert. Bei *Crocus* wird dieses Entwicklungsstadium dauernd beibehalten. (Fig. 625 I.) Ein einzelner

Griffelast in diesem Stadium, von der Innenseite (= Oberseite) gesehen, erinnert gleichfalls an *Crocus*, erscheint diesem gegenüber jedoch mehr abgeplattet. Der Vorderrand ist hier noch stärker entwickelt als die Vorderkanten der Dorsalseite wodurch er ohne weiteres als das Ende des Fruchtblattes zu erkennen ist. (Fig. 625 II.)

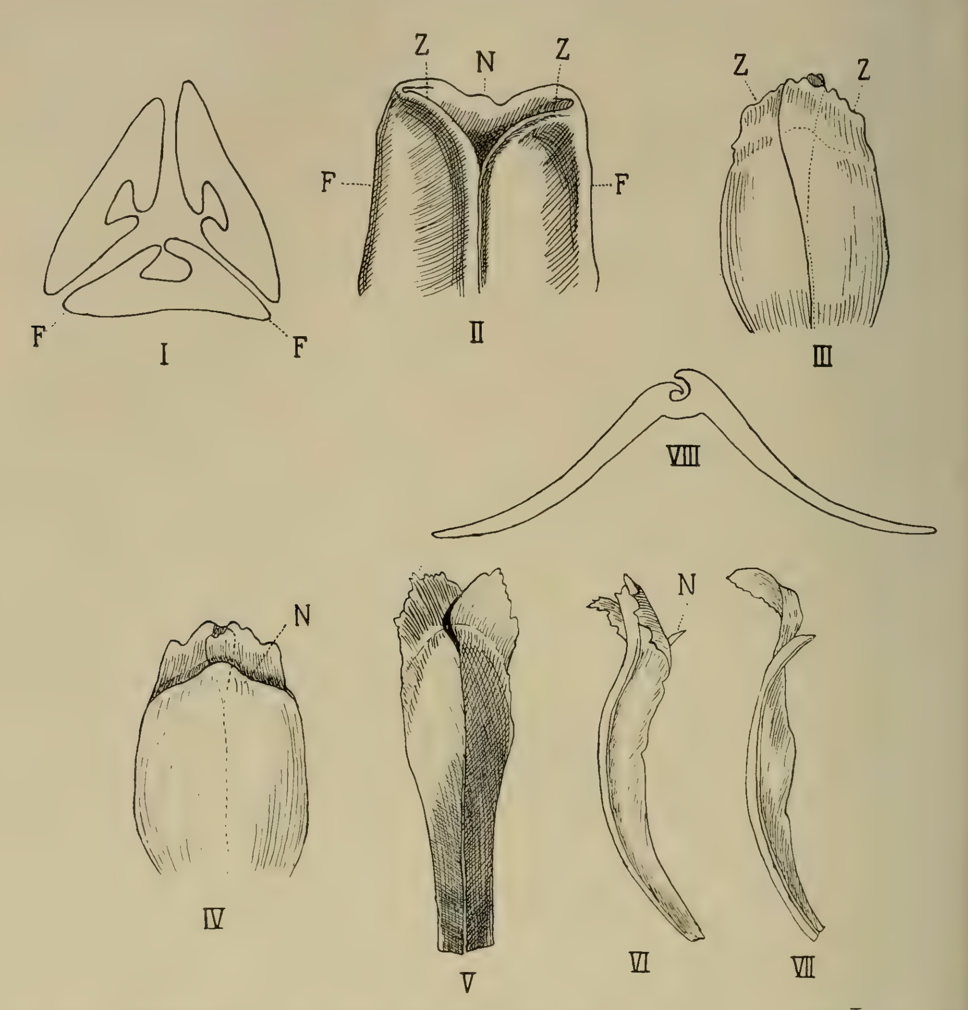


Fig. 625. Entwicklung der Griffelschenkel einer *Iris*-Blüte. I. Querschnitt durch die Griffeläste einer jungen *Iris*-Blüte (stark vergrößert), II. ein solcher Griffelast von der Ober- (Innen-)Seite, N sein Vorderrand, aus dem die Narbe hervorgeht, Z die rückwärtigen Vorderränder, die zur zweiteiligen Griffelspitze werden, F seitliche Ränder, die sich zu Flügeln umbilden. III, IV ältere Griffeläste von *I. Pseudacorus* III von der Ober-(Innen-)Seite, IV von der Unter-(Außen-)Seite. N Narbe, in III nur durchschimmernd. V—VIII ausgewachsene Griffeläste von *I. sibirica.* V von oben, VI Profil, VII Längsschnitt, VIII Querschnitt. (Nach Troll.)

Im Laufe der weiteren Entwicklung geht nun aber eine doppelte Veränderung vor sich. Die seitlichen Ränder wachsen enorm stark aus und bilden so die Seitenflügel des Griffelastes. Der Querschnitt zeigt nun ein flaches nach unten gewölbtes Gebilde, das am Rücken nur noch eine kleine Rinne aufweist.

(Fig. 625 VIII.) Der ursprüngliche Kanal ist ganz hinter die Flügel zurückgetreten, und der Eindruck entstanden, daß die Griffeläste gar nicht röhrig, sondern flache Blattorgane seien. Die beiden dorsalen Vorderränder (Z in Fig. 625 II) wachsen nun auch stark nach vorne aus, während die Mitte des Vorderrandes (N) zurückbleibt. Dennoch ist sie aber die Spitze des Fruchtblattes bezw. des Griffelastes und wird zur Narbe. Dies ist noch verhältnismäßig deutlich an etwas älteren Griffelästen zu erkennen (Fig. 625 III und IV), bei denen deutlich jeder Rand des Rückenkanals unmittelbar in den Innenrand eines Endlappens übergeht. An erwachsenen Griffelschenkeln zeigt sich noch immer eine leichte gegenseitige Überschneidung der Innenränder der Endlappen, die uns durch die Entwicklungsgeschichte verständlich wurde (Fig. 625 V—VII). Der Spalt zwischen ihnen setzt sich in die auf der Oberseite des Griffelastes verlaufende Rinne fort.

Der Form nach zeigen die verschiedenen Arten verschiedene Ausbildung der Fruchtblattspitze. Am besten zeigt sich der Spitzencharakter bei *I. sibirica* (Fig. 626), wo die Narbe spitz dreieckig ist. Die Ränder sind dabei etwas aufgebogen und frei von Papillen; diese stehen hingegen ziemlich dicht an der Innenfläche. Sie

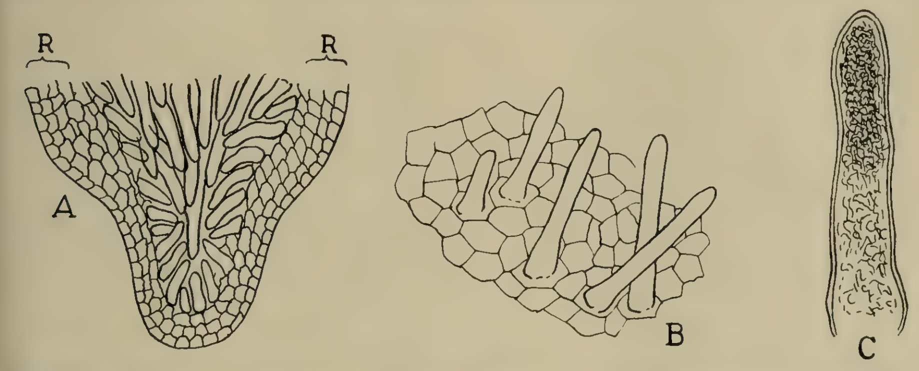


Fig. 626. Narbe von *Iris sibirica*. A Narbenlappen von der Oberseite; R der aufgebogene Rand. B ein Stück der Narbenfläche mit Papillen. C Einzelne Narbenpapille. (Nach Skizzen von K.)

zeigen einen sehr reichen Zellinhalt. Bei *I. graminea* hingegen besitzt die Narbe selbst zwei Spitzchen mit einer stumpfen Ausbuchtung dazwischen. In den meisten Fällen ist allerdings ein schmales halbmondförmiges Streifchen über die ganze Griffelbreite zu bemerken.

Die inneren Blumenkronblätter haben nach dieser Veränderung in der Organisation der Blüte höchstens noch die Funktion eines vergrößernden Schauapparates. Oft werden sie aber auch stark unterdrückt. Selbst dann, wenn sie sich voll entwickeln, ist jedoch entwicklungsgeschichtlich ein Zurückbleiben hinter den äußeren Abschnitten bemerkbar, wie Troll (150) namentlich für *I. sibirica* angibt. Bei dieser sind die äußeren Abschnitte schon sehr ansehnlich und umhüllen die Innenteile der Blüte in kontorter Ästivation, während der innere Perianthkreis noch in Form kurzer Stummeln im Innern der Blüte geborgen ist. Erst später wachsen die inneren Abschnitte sehr schnell heran, so daß dieses Zurückbleiben ausgeglichen wird. Wird dieses Wachstum aber vorzeitig gehemmt, so ergeben sich ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *I. Pseudacorus*.

Was die Blütenfarbe anlangt, so fand Dennert (38) bei *I. pumila*, daß die violette Farbe vom homogen violetten Zellsaft der Epidermiszellen, zum Teil sogar des ganzen Gewebes herrührt. Außerdem fand er ein bis mehrere dunkelviolette, fast schwarze Gebilde in den Zellen in Vakuolen mit homogenem Inhalt. Jeden-

falls handelte es sich hier um auskristallisiertes Anthocyan. Velenovsky (152) stellt fest, daß die blaublühenden *Iris*-Arten, z. B. *I. bohemica* und andere auch violette Rhizomschuppen zeigen, während die gelbblühenden Schwertlilien, wie *I. Pseudacorus*, blasse Niederblätter besitzen. Was er allerdings als Rhizomschuppen bezeichnet, ist gänzlich unklar, da solche bei *Iris* ja nicht auftreten. Er scheint entweder die noch mehr scheidenähnlichen ersten Blätter jedes Jahrganges zu meinen oder vielleicht überhaupt die Blattbasen. Ich konnte eine Bestätigung dieser Regel jedoch nicht vorfinden. (30, 38, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 81, 82, 124, 135, 150, 152, B.)

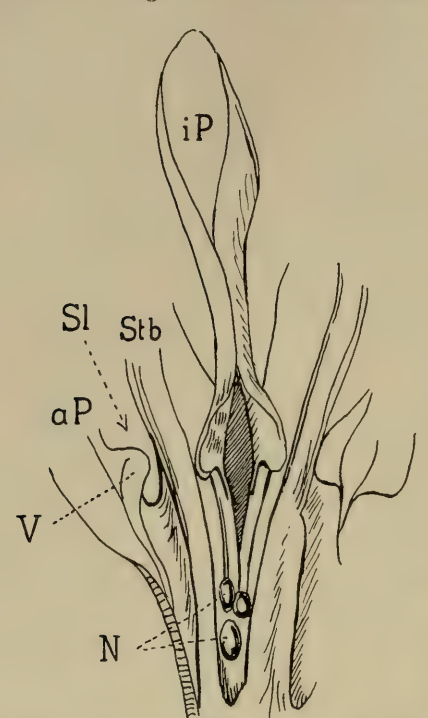


Fig. 627. Nektarausscheidung in der Perigonröhre von *Iris Pseudacorus*. Die Röhre wurde aufgeschlitzt und aufgebogen. i P inneres Perigonblatt; a P Grund eines äußeren Perigonblattes mit dem kielartigen Vorsprung (V), der sich gegen das Filament (Stb) wendet und mit diesem das Saftloch (Sl) bildet, N Nektartropfen. (Original B.)



Fig. 628. Querschnitt durch den Schlund der Blüte von *I. Pseudacorus* in der Höhe der Staubblattinsertion. a P äußeres, i P inneres Perigonblatt, Stb Staubblatt, eben noch mit dem äußeren Perigonblatt zusammenhängend, G Griffeläste, Sl Saftlöcher. (Original B.)

Blütenbiologie. Im Gegensatz zu *Crocus* besitzt *Iris* keine Septalnektarien, sondern der Nektar wird im Grunde der Perigonröhre abgesondert und hält sich in mehr oder weniger großen, ziemlich dickflüssigen Tropfen in dem Raume zwischen Perigon und Staubgefäßen. (Fig. 627.) Nach Kirchner (Manuskript) findet sich nicht bei allen Arten Nektar. Ich glaube aber eher, daß er häufig in zu kleinen Mengen abgesondert wird und daher der Beobachtung manchmal entgeht, da ich bei *I. Pseudacorus*, bei der ich oft mächtige Tropfen feststellen konnte, manchmal ebenfalls keinen Nektar fand. Die Staubfäden hängen eine Strecke unterhalb der Stelle, an der sie frei werden, an einem schmalen Kiel in der Mitte der äußeren Perianthsegmente. In der Höhe der Ablösung der Staubblätter besitzt die Lippe jedoch noch zwei kurze seitliche Kiele, die gegen die Mitte des Abschnittes gebogen sind und sich mit den Rändern beinahe ganz an den in dieser Höhe dreikantigen Staubfaden anschließen (Fig. 628). Auf diese Art ist der Schlund jeder einzelnen

Sekundärblüte in der Weise abgeteilt, daß nur jederseits der Staubblattinsertion ein Zugang zum Nektar offensteht; in der ganzen Blüte befinden sich also sechs Nektarlöcher. Der ganze übrige Teil des Schlundes ist versperrt, indem sich dicht über den Staubfäden der dazugehörige Griffelast dachförmig auflegt. Die Flügel von je zwei Griffelästen werden vom unteren Teil einer Standarte umfaßt, die, am Grunde nagelförmig und dünn, sich plötzlich in zwei ohrförmige Spreitenlappen verbreitert, welche eben die Griffelschenkel umfassen, aber mit ihrer Außenseite sich auch gleichzeitig dicht an die Lippe und deren seitliche Kiele anlegen. Durch die helmartig darüber geneigten Griffelschenkel, bei manchen Arten (*Pogoniris*) auch noch durch die helmartig zusammengeneigten Standarten ist der Nektar also, wie auch das Staubgefäß, gegen Regen geschützt.

Der so verborgene Nektar ist den besuchenden Insekten also nur dann zugänglich, wenn sie ihren Rüssel in eines der beiden, durch das Staubgefäß voneinander getrennten Nektarlöcher einführen. Da nun aber der rückwärtige Teil der Lippe hoch aufwärtsgebogene Ränder besitzt, der als Oberlippe fungierende Griffelast aber nach unten gewölbt ist, kann ein Besucher von seitwärts nicht oder nur schwer in die Blüte eindringen, sondern muß den als Anflugplatz dienenden Endlappen der Lippe benützen und gegen deren Basis in der Längsrichtung einkriechen. Bei hinreichender Körpergröße müssen die Besucher dabei mit ihrem Rücken die Bestäubungsorgane streifen. Da der Abstand zwischen Lippe und Griffelast bei den verschiedenen Arten, wie auch oft innerhalb einer Art bei verschiedenen biologischen Rassen variiert, haben die verschiedenen Arten auch verschiedene legitime Bestäuber.

Die Blüten sind häufig protandrisch, indem in jüngeren Blüten — meist vom Beginn der Anthese an — die Antheren geöffnet, die Narbenläppchen aber mit ihrer oberen Fläche dem Griffelschenkel dicht angedrückt sind. Erst später krümmt sich das Narbenläppchen derart abwärts, daß sich seine empfängnisfähige Oberseite nach vorne gerichtet, den einfahrenden Insekten in den Weg stellt und, da fast immer das Filament so kurz ist, daß die Anthere die Narbe nicht überragt, vor der Anthere berührt werden muß. In jüngeren Blüten belasten sich also die Besucher — vorwiegend Hummeln — am Rücken mit dem haftenden, gegen Nässe sehr empfindlichen Blütenstaub und streifen diesen dann beim Besuch einer älteren Blüte an der Narbenfläche ab, indem ihnen diese förmlich wie eine Zunge den Rücken ableckt. Wenn die Protandrie ausgeprägt ist, wird Autogamie unmöglich, aber auch bei Homogamie wird sie oft durch Herkogamie verhindert. Bisweilen ist jedoch die gegenseitige Lage von Narbenläppchen und Anthere so, daß besuchende Insekten Selbstbestäubung hervorrufen können, oder solche sogar spontan beim Zurückkrümmen des Narbenläppchens eintritt. Auch den Fall konnte ich beobachten, daß die Anthere weit über dem Narbenlappen hervorragte und im Laufe ihrer Schrumpfung durch das Zurückrollen der Antherenränder Blütenstaub auf die Narbe gebracht werden konnte. Verschiedenheiten in der geschilderten Bestäubungseinrichtung werden nicht allein durch die verschiedene Größe der Blütenorgane, sondern besonders durch den Abstand der Lippe von dem Griffelast mit Narbe und Anthere, schließlich aber auch durch die Länge der Perianthröhre bedingt. Die Größe des Schlundes, d. h. der oben erwähnte Abstand von Lippe und Narbe wird bei vielen Arten (Sekt. *Pogoniris*) durch die Ausbildung einer bärtigen Behaarung in der Mittellinie des unteren Teiles der Lippe verringert. Die Besucher werden durch diesen Bart genötigt, die Beine hoch aufzurichten oder über die Spitzen der langen, vielzelligen Bartpapillen zu klettern.

Manche Arten (Sect. *Spuriae*) zeigen auch eine extranuptiale Nektarausscheidung an der Außenseite der Perigonröhre. Die schon an den Knospen auftretenden Nektartropfen werden von Ameisen begierig aufgesucht, dürften aber kaum in einer Beziehung zur Bestäubung stehen. Sie werden aber als Ablenkung der uner-

wünschten Besucher vom Blüteninnern gedeutet, oder als Lockmittel für die Blüte verteidigende Ameisen.

Nach dem Aufblühen bleiben die Blüten unverändert bis zu dem bald erfolgenden Abblühen. Beim Verblühen richtet sich der feste Nagel der Lippen auf, die zarten Blütenteile sinken meist unregelmäßig oder mit einer Einrollung zusammen und endlich fällt die ganze Blumenkrone ab. (**32, 62, 95, 104, 107, 112, 174,** K., Mskr., B.)

Frucht und Samen. Die Frucht der Schwertlilien ist eine vor dem Aufspringen meist länglich eiförmige oft zugespitzte, etwas dreiseitig abgeflachte, fachspaltige Kapsel, zuweilen mit einem Schnabel (Sect. *Spuriae*) versehen. Sie ist häufig sehr fest gebaut und holzig, oft zwischen den Hauptadern an der Aufsprungnaht und der Fachgrenze mit feinen Queradern versehen. Beim Aufspringen neigen sich die Spaltteile mit der Spitze nach außen, wobei oft auch die Ränder etwas nach außen gedreht werden. Zwischen den auseinanderweichenden Scheidewänden bleibt wenigstens im unteren Teil der Frucht oft eine einzelne Zentralsäule stehen. Die Frucht bleibt dabei aufrecht oder sie hängt mehr oder weniger geneigt. Der Stengel verholzt vor der Fruchtreife gleichfalls, so daß er sehr elastisch wird und durch seine Erschütterung die Samen ausgestreut werden können.

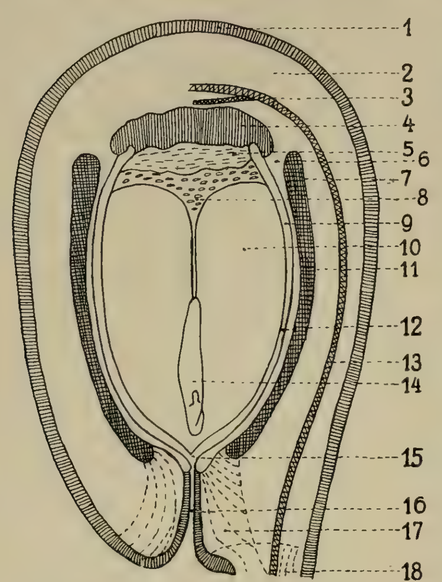


Fig. 629. Schema einer *Iris*-Samenanlage im Längsschnitt. 1 Epidermis, 2 Parenchym, 3 Gefäßbündelendigung, 4 Periderm (Korkschichte), 5 Nucellus, 6 äußere Schichte der inneren Samenschale, 7 Ölschichte, 8 dünnwandiges Endosperm, 9 innere Schichte der inneren Samenschale, 10 dickwandiges Endosperm, 11 äußere Kutikula, 12 innere Kutikula, 13 Gefäßbündel, 14 Embryo, 15 Kegel der Mikropyle, 16 Keimungskanal, 17 mechanische Zellen des Keimungskanales, 18 mechanische Zellen des Nabels. (Nach Nagy.)

Der Samen (Fig. 629) wurde bei zahlreichen *Iris*-Arten von J. Nagy (106) untersucht. Sie fand bei allen Samen einen gemeinsamen Grundaufbau, der jedoch in der Formausbildung der einzelnen Teile sehr variiert, so daß sie die untersuchten Arten in sieben Gruppen einteilen konnte, die den Dykesschen Gruppen entsprechen. An dieser Stelle sei nur der Grundaufbau behandelt. Die äußere Samenschale gliedert sich in drei Schichten, deren äußerste, die Epidermis, Gerbstoff in den Zellen enthält. Bei einigen Arten befinden sich in der Epidermis Spaltöffnungen. Es folgt nach innen eine mittlere Parenchymschichte, die von einem Gefäßbündel durchzogen wird; alle oder nur einzelne Zellen dieser Schichte sind gleichfalls gerbstofführend. In der Nähe des Gefäßbündels, dessen Scheide aus dick- oder dünnwandigen Zellen besteht, befinden sich calziumoxalathaltige Zellen, ebenso an der Spitze des Samens. Auf das mittlere Parenchym folgt eine Schichte, deren Zellen ölhaltig sind. Die innere Samenschale setzt sich aus zwei Zellschichten zusammen. Sie bildet an der Spitze des Samens den Kegel der Mikropyle, bedeckt aber die Samenbasis nicht. Ihre Außenflächen, sowohl gegen die ölführende Schichte der äußeren Samenschale als auch gegen das Endosperm zu, werden von einer Kutikula überzogen. Die radialen Zellwände besitzen eine netzförmige Verdickung. An der Spitze des Samens, in der Gegend

des Hilums und um den Mikropylenkanal befinden sich mehr oder weniger dickwandige, mit Tüpfeln versehene Festigungszellen, deren Größe und Stärke bei den verschiedenen Arten variiert, was mit der größeren oder geringeren Festigkeit der Samenschale in Zusammenhang steht. Zwischen der Parenchymschichte der äußeren Samenschale und dem Endosperm an der Basis des Samens befinden sich mehrere verschiedene Zellschichten. Das an dieser Stelle befindliche Gefäßbündelende wird von dünnwandigen Parenchymzellen umgeben. Es folgt dann gegen das Endosperm zu eine dicke Schichte verkorkter Zellen, an die sich seitlich die innere Samenschale anschließt. Gegen das Endosperm zu folgen hierauf die Überreste des Nucellusgewebes und dann erst zunächst eine dünnwandige Endospermschichte. Das Endosperm selbst ist auch in der Umgebung des Embryo dünnwandig, sonst haben die Endospermzellen wie bei *Hermodactylus* äußerst dicke Zellulosewände, die von vielen Tüpfeln durchbrochen werden. Wie bei *Hermodactylus* enthalten die Endospermzellen als Reservestoff Eiweiß (Aleuron) und Öl. Der Embryo ist, wie bereits eingangs erwähnt, schon reich gegliedert, sehr lang gestreckt und liegt in unmittelbarer Nähe des mikropylaren Endes im Endosperm.

Entsprechend dem Standort im Wasser oder doch im feuchten Boden, haben die Samen der heimischen *Apogon*-Arten die Fähigkeit zu schwimmen, die den Samen der auf trockenen Standorten lebenden *Pogoniris* abgeht. Die Schwimmfähigkeit rührt teilweise schon von der Gestalt der Samen, teilweise aber von bei den einzelnen Typen verschieden gestalteten Luftbehältern her, die die Samen durch eine dicke und, mit Ausnahme von *I. sibirica*, spaltöffnungsfreie Epidermis, vor Wasser geschützt, im Innern besitzen. Als Luftbehälter sind große Epidermiszellen mit verholzten Zellwänden (*I. sibirica*), rhexigene Hohlräume zwischen der Parenchymschichte und Ölschichte der äußeren Samenschale (*I. Pseudacorus*) oder ein blasenförmiger Hohlraum zwischen der abgehobenen Epidermis und mittleren Parenchymschichte der äußeren Samenschale (Subsect. *Spuriae*) ausgebildet. Feuchtigkeit wird von den Samen der *Apogon*-Arten nur sehr langsam aufgenommen, wobei ihr Parenchym zerfällt. Während hier also alle Einrichtungen der Samenschale der Wasseraufnahme hemmend entgegenwirken, besitzen die Samen der *Pogoniris*-Arten ausgesprochen das Eindringen des Wassers fördernde Einrichtungen. Ihre Samenschale schwillt daher schnell und stark auf. Als fördernde Einrichtungen müssen vor allem die dünne Außenwand der Epidermiszellen sowie das Vorhandensein zahlreicher Spaltöffnungen in der äußersten Epidermis der *Pogoniris*-Samen gedeutet werden. Auch die Festigungszellen der Samenspitze sind weit größer und dünnwandiger als jene der *Apogon*-Samen.

Diese mechanischen Elemente um den Keimungskanal werden von Potter[1]) und Tschirch[2]) als Stützen für das Haustorium des Keimblattes gedeutet. Ihren Untersuchungen zufolge ist es für die Entwicklung des Keimlings von größter Bedeutung, daß die Gewebselemente des Endosperms nicht locker werden, wenn der Keimling austritt, so daß das Haustorium des Kotyledo dem Endosperm stets fest angepreßt werde. Bei mangelhaftem Kontakt zwischen Keimblatt und Endosperm können die Reservestoffe des Endosperms nicht entsprechend vollständig absorbiert werden und die Ernährung, und daher auch Entwicklung des Keimlings ist mangelhaft. Nagy (106) betrachtet demzufolge die Festigungselemente des Mikropylenkanales als ein Mittel, diesen Zusammenhalt zwischen Endosperm und Keimblatthaustorium zu sichern, und weist daraufhin, daß — gleichsam als

---

[1]) Potter, Note on the Germination of the seeds of *Iris*. Proceedings of the Cambridge philos. Soc. VI (1888), S. 305.

[2]) Tschirch, Physiolog. Untersuchungen über die Samen, insbesondere über die Saugorgane derselben. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg IX, 143.

Paralysierung — die mechanischen Zellen des Festigungsgewebes umso kräftiger und dickwandiger sind, je lockerer die Samenschale ist.

Die Kutikula der inneren Samenschale wie auch das Korkgewebe der Chalaza deutet Nagy gleichfalls als Sicherungseinrichtung zur Keimlingsentwicklung, indem diese Teile es verhindern sollen, daß Reservestoffe aus dem Endosperm herausgelangen. Mir erscheint diese Deutung aber doch etwas gewagt, da es sich bei den *Iris*-Samen ja ohnehin nicht einmal um lösliche Reservestoffe handelt und abgesehen davon die lebende Zelle den Austritt von Reservestoffen schon durch die Halbdurchlässigkeit der Plasmahaut zu verhindern imstande wäre. Ich würde eher annehmen, daß diese Einrichtungen der — wenigstens bei den xerophilen *Pogoniris*-Arten — vorhandenen oder doch möglichen Gefahr begegnen könnten, daß nach eingetretener Quellung des Samens ein Verlust des aufgenommenen Wassers durch eine neuerliche Trockenheit eintritt. Möglicherweise handelt es sich aber auch um ein Überbleibsel, welches nur phylogenetisch zu deuten ist (106, B).

Sect. I. *Apogon* Bak.

Subsect. 10. *Laevigatae.*

10. Iris Pseudacorus L. Wasser-Schwertlilie, gelbe Schwertlilie.

Dem gebräuchlichen System zufolge müßte in der *Apogon*-Sektion eigentlich mit Besprechung von *I. sibirica* begonnen werden; *I. Pseudacorus* käme dann erst an dritter resp. vierter Stelle an die Reihe. Wenn ich nun hier von dieser systematischen Reihenfolge abweiche, so geschieht dies aus dem Grunde, daß unter allen Schwertlilien Mitteleuropas *I. Pseudacorus* die weitaus häufigste, man könnte sagen, die typische mitteleuropäische Schwertlilienart ist.

Verbreitung und Standorte. Ihr allgemeines Verbreitungsgebiet erstreckt sich über ganz Europa, nur mit Ausnahme der arktischen Teile, über den Kaukasus nach Vorderasien, Syrien und endlich bis in die nordafrikanischen Gebiete. Himmelbaur und Stumme (80) bezeichnen die Art deshalb als eurasiatisch, ihr europäisches Vorkommen als „mitteleuropäisch", was mit dem Vierhapperschen Begriff „baltisch" identisch ist. Dieses große Areal wird jedoch vielfach unterbrochen, indem *I. Pseudacorus* einesteils an feuchte Orte gebunden ist, anderseits aber auch in ihrer vertikalen Verbreitung beschränkt ist. Sie ist eine ausgesprochene Tieflandpflanze, die ihre Hauptverbreitung in der Ebene und im Hügelland hat und nur selten und ausnahmsweise in höheren Lagen auftritt, wie z. B. an den Ufern des Sees von Piné in Südtirol in 974 m Seehöhe.

Ist die Grundbedingung, nasser Untergrund, erfüllt, so ist die Wasserschwertlilie in ihrem Standort sehr vielseitig. Das Wasserbedürfnis ist so groß, daß sie zu den am weitesten ins offene Gewässer vordringenden Ufergewächsen gehört. Zu ihren häufigen Begleitern gehören dann *Equisetum Heleocharis* und *E. palustre*, *Scirpus lacustris*, *Typha*, *Sparganium ramosum*, *Phragmites*, *Phalaris arundinacea*, in Norddeutschland auch *Glyceria spectabilis*, ferner *Juncus obtusiflorus*, *Veronica Anagallis*, *Menyanthes trifoliata*, ja selbst ausgesprochene Pflanzen des offenen Wassers wie *Myriophyllum*, *Nymphaea alba*, *Nuphar luteum* und *Utricularia vulgaris*; weiter *Berula angustifolia*, *Lythrum Salicaria*, *Lysimachia vulgaris* und *L. thyrsiflora*, *Cicuta virosa*, *Peucedanum palustre*, *Scirpus silvaticus*, *Epilobium hirsutum*, *Alisma Plantago*, *Myosotis palustris*, *Polygonum amphibium*, *Bidens cernuus* u. a. m.

Offenes Wasser bewohnt die gelbe Schwertlilie, soweit ich beobachten konnte, nur, wenn es unbewegt ist oder höchstens sehr langsam fließt, also etwa Seeufer, Teichränder, Tümpel, Gräben und tote Flußarme. Wo das Wasser schneller fließt, hält sie sich nur am Ufer, sofern dieses flach ins Wasser übergeht. Steilufer scheint sie zu meiden, auch wenn die nötige Bewässerung vorhanden wäre. An solchen Stellen, wo steile Uferhänge vorhanden sind, fand ich sie auch niemals im offenen

Wasser. Ich vermute, daß dies mit der Keimlingsentwicklung im Zusammenhang steht, indem dieser sich offenbar nur am Ufer zu entwickeln imstande ist, von wo aus durch die Längenentwicklung des Wurzelstockes auch das offene Wasser besiedelt werden kann. Ob bei rascher fließendem Wasser der fehlende Schlamm ein Fortkommen der Schwertlilie verhindert oder der mechanische Einfluß der Strömung, die an dem Blattfächer eine gute Angriffsfläche findet, läßt sich schwer entscheiden, doch dürfte hauptsächlich die Kraft des fließenden Wassers das Hindernis sein, da ich auch an sehr sandigen Ufern außerhalb des Wassers reiche *Iris*-Vegetation antreffen konnte. Im stehenden Wasser kann *I. Pseudacorus* jedoch ungemein tief vordringen. So ist nach Hayek[1]) der aus *Phragmites communis* bestehende Schilfrohrgürtel, der die Zone von 0--2 m Wassertiefe einnimmt, außer von *Typha*-Arten, *Phalaris arundinacea* und *Glyceria aquatica* besonders häufig von *I. Pseudacorus* begleitet. Im Schema der Verlandungszone stellt Hayek (l. c.) die Wasserschwertlilie an etwa 1 m Wassertiefe. Im *Phragmitetum* finden wir *I. Pseudacorus* überhaupt sehr häufig, gleich ob sich dieses im offenen Wasser oder im flachen Ufergelände ausbreitet, da beide Pflanzen anscheinend die gleichen Lebensbedingungen fordern. *Alisma Plantago aquatica, Sagittaria sagittaefolia, Butomus umbellatus, Glyceria fluitans, Poa palustris, Scirpus maritimus, S. silvaticus, S. radicans*, verschiedene *Carices*, wie *C. Pseudocyperus, C. rostrata, C. vesicaria, C. gracilis* und *C. glauca* sind z. B. in den Sudetenländern typische Begleiter. Aber selbst wo das Schilfrohr so hoch wird, daß fast alle Begleiter verschwinden müssen, wie in den ungeheuren Schilfwäldern der ungarischen Tiefebene, in denen *Phragmites communis* 4 m Höhe erreicht, kann sich die anpassungsfähige *I. Pseudacorus* behaupten und wird dabei häufig auch von *I. spuria* begleitet. Anderseits findet man die gelbe Schwertlilie besonders im flachen Ufergelände in so dichten Beständen, daß sie selbst jede andere Pflanze unterdrückt. In solchen Beständen fand ich oft nur spärliche *Heleocharis*-Arten und schwach entwickelte *Schoenoplectus bufonius*-Individuen. Der Boden kann dabei von den über- und durcheinander wachsenden Wurzelstöcken benachbarter Individuen förmlich gepflastert aussehen. Dabei scheint es merkwürdig, daß sich die Wasserschwertlilie niemals weit von der maximalen Wasserlinie entfernt, während sie anderseits in anderen Gebieten oft nur auf nassem Boden, weit entfernt vom offenen Wasser auftritt. So fand ich auf einer nassen Wiese, die durch Auflassung eines ehemaligen Teiches bei Thal nächst Graz gebildet wurde, daß sich die Schwertlilien einzig auf einen schmalen Wassergraben, der die Wiese in der Mitte durchzog, zurückgezogen hatten. Auch an den sumpfigsten Stellen der Wiese war sonst nicht ein Exemplar anzutreffen. Erst als nach Jahren die Wiese wieder in einen Teich verwandelt wurde, verschwanden die nun unter das tiefe Wasser geratenen Exemplare und es beginnen sich nun neue Bestände im neuen Ufergelände zu entwickeln.

Anderseits tritt *I. Pseudacorus* in Sumpf- und Moorgegenden häufig auf, also vom offenen Wasser weit entfernt. So gehört sie zum charakteristischen Unterwuchs der Erlenbrüche im südlichen ehemaligen Böhmen. Diese Erlenbrüche werden von *Alnus glutinosa* gebildet, und nur vereinzelt tritt noch *Betula pubescens, Pinus silvestris* oder *Quercus robur* in einzelnen Exemplaren hinzu. Sie sind eigentlich typische Flachmoore und ihr Pflanzenwuchs ist entsprechend zusammengesetzt. Als Unterholz findet man besonders *Alnus viridis, Salix pentandra, S. purpurea, S. cinerea, Rubus Idaeus, Rhamnus Frangula* und *Prunus Padus*, als Unterwuchs außer *Iris Pseudacorus: Dryopteris cristata* und *D. spinulosa, Athyrium filix femina, Deschampsia caespitosa, Glyceria fluitans, Calamagrostis lanceolata, Carex elongata, C. brizoides, Calla palustris, Polygonum mite, Stellaria longifolia, Caltha palustris, C. procumbens, Ranunculus Flammula, Potentilla palustris, Filipendula Ulmaria,*

[1]) Hayek, Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns, Band I. Wien und Leipzig, 1916.

Circaea lutetiana, *C. alpina*, *Angelica silvestris*, *Pimpinella major*, *Peucedanum palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *L. thyrsiflora*, *Solanum Dulcamara*, *Lycopus europaeus*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Senecio rivularis* u. a. m. Die Schwertlilie tritt in solchen Gebieten selten in größeren Beständen, meist dagegen in Einzelexemplaren auf. Der Waldesschatten schadet ihr so wenig wie in den ungarischen Schilfbeständen.

Auch im nordostdeutschen Flachland ist *I. Pseudacorus* in erster Linie Charakterpflanze der Erlenbrüche, und zwar vorzugsweise des als „Erlensumpfmoor" bezeichneten Typus derselben. In solchen bildet sie, in ziemlich weitgehendem Maße unabhängig von dem Grade der Beschattung, oft ausgedehnte Bestände[1]), begleitet von verschiedenen Groß-Seggen (z. B. *Carex vesicaria*, *C. acutiformis*, *C. paniculata*, *C. Pseudocyperus*), mehreren Gräsern (besonders *Glyceria aquatica*, *G. fluitans*, *Phalaris arundinacea*) und einer Reihe weiterer Sumpfpflanzen, wie *Aspidium Thelypteris*, *Alisma Plantago*, *Calla palustris*, *Rumex Hydrolapathum*, *Sium latifolium*, *Peucedanum palustre*, *Hottonia palustris* u. a. m. Die gelbe Schwertlilie hält sich auch noch in den durch allmähliche Bodenaufhöhung aus dem Erlensumpfmoor hervorgehenden Erlenstandmoorwäldern, deren Boden ebenfalls noch einen ziemlich beträchtlichen Grad von Feuchtigkeit aufweist, doch tritt sie in diesen sowohl wie noch mehr in den als weiteres Glied der Sukzessionsreihe sich anschließenden Zwischenmoormischwäldern gewöhnlich nur noch zerstreut und in kleinen Horsten eingesprengt auf, um schließlich mit der fortschreitenden Versäuerung des Bodens, der durch die Torfanhäufung dem Einfluß des nährstoffreichen Grundwassers mehr und mehr entzogen wird, und der damit einhergehenden Ausbildung einer geschlossenen, von Sphagnen beherrschten Moosdecke ganz zu schwinden. Dementsprechend fehlt *I. Pseudacorus* von Anfang an allen Moorbildungen, die aus der Verlandung nährstoffärmerer Gewässer hervorgehen; aber auch in den an sich eutrophen bis schwach mesotrophen Hypneto-Parvocaricetum-Schwingflachmooren und in den Reiserflachmooren tritt sie nicht auf, was wohl mit der für diese Moorbildungen charakteristischen frühzeitigen Bildung einer geschlossenen Moosdecke zusammenhängen dürfte.

Sehr interessante Standortsverhältnisse konnte ich auch in der Oststeiermark beobachten. In den mächtigen Auwäldern der Ritschein tritt die gelbe Schwertlilie nicht nur an Drainagegräben wie auch an sumpfigen Stellen des Ritscheinufers selbst massenhaft auf, sondern sie tritt auch in die Auwälder selbst ein und bildet dort stellenweise ganz allein einen dicht geschlossenen Unterwuchs mit bis über 1,35 m hohen und 3,5 cm breiten Blättern. Die Blütenschäfte überragen dann noch die Grundblätter beträchtlich. Nur im tiefen Waldesdunkel werden die Pflanzen wieder niedrig und blühen nicht. Die Bestände sind dort in einzelne zerstreut stehende Individuen aufgelöst. Es scheint also hier besonders die feuchtwarme Luft den Riesenwuchs zu veranlassen, denn der Boden selbst ist nicht übermäßig naß, ja im trockenen Frühsommer 1931, in dem ich die Bestände besichtigte, war er eher trocken zu nennen.

Im seltsamen Kontrast zu diesen Riesenexemplaren standen andere, die ich auf feuchten Wiesen zwischen der Feistritz und Lafnitz bei Fürstenfeld beobachtete. Diese Wiesen dürften ehemals sehr sumpfig gewesen sein, sind aber jetzt durch Drainage stark trockengelegt, so daß die Vegetation nicht mehr Sumpfwiesencharakter aufweist. Dennoch fand ich verschiedentlich reichblühende *I. Pseud-*

[1]) Vergl. die Bestandesaufnahmen bei H. Groß, Zwei bemerkenswerte Moore in Königsbergs Umgebung (Jahresber. d. Preuß. Bot. Ver. 1911, ersch. 1912, S. 180—182, sowie Taf. IV, Abb. 2), und bei W. Wangerin, Vegetationsstudien im nordostdeutschen Flachlande I (Schrift. d. Naturf. Ges., Danzig. N. F. XVII, H. 4, 1926, S. 183 ff.).

acorus, die jedoch oft kaum mehr als spannhoch wurden. Möglicherweise handelt es sich hier aber um Reste, die sich den durch die Trockenlegung entstandenen neuen Verhältnissen angepaßt haben. Wo die Wiese jedoch durchaus mesophilen Charakter angenommen hat, findet man nur niedrige, schmale Blätter von Exemplaren, die anscheinend überhaupt nicht mehr blühfähig sind. (Vergl. Fig. 630 B.) Merkwürdigerweise sind die Ufer der Lafnitz selbst *Iris*-frei, was auf die Steiluferformation zurückzuführen sein muß. Dagegen fand ich normal aussehende Exemplare inmitten der Wiese in der engen Umgebung einzelner Weiden, und reiche Bestände findet man an toten Armen der Lafnitz, im dichten Unterwuchs unter Erlen und Weiden am Ostrand der Gebüsche.

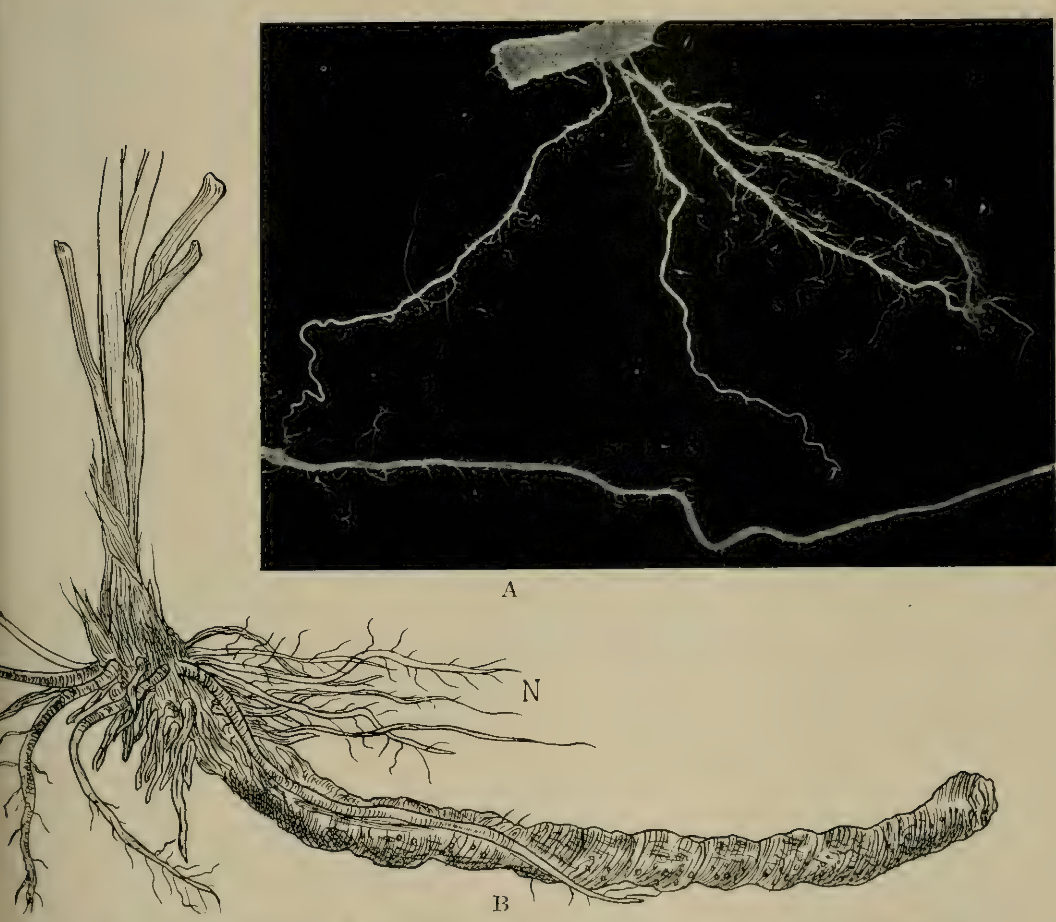


Fig. 630. *Iris Pseudacorus*, A Wurzeln. (Nach Draheim). B altes Kümmerrhizom von einem extrem trockenen Standort mit geringer Verschiedenheit zwischen Nährwurzeln (N) und Zugwurzeln (Z). (Original B.)

Wurzeln. (Fig. 630.) Lange vor Beginn einer neuen Vegetationsperiode d. h. schon bald nach der vollendeten Entwicklung eines Rhizomgliedes entspringen am vordersten Ende des Wurzelstockes die ersten neuen Triebwurzeln, zumeist hauptsächlich an der Unterseite; später kommen dann auch an den Seitenflanken und selbst an der Oberseite neue Wurzeln zur Ausbildung. Anfänglich sehen sich alle Wurzeln gleich, doch läßt sich bald eine Verschiedenheit zwischen den an der Unter-

seite des Wurzelstockes befindlichen Wurzeln und denen, die den Flanken und der Oberseite entspringen, feststellen. Sonderbarerweise erwähnt Draheim (42) von dieser Differenzierung des Wurzelsystems nichts. Es scheint, daß er Pflanzen relativ trockener Standorte untersuchte, an denen oft die Differenzierung der Wurzeln kaum erkennbar ist (Fig. 630 B). Hingegen wird sie von Schumann (135) ausführlich behandelt. Vorwiegend an der Unterseite entspringen sehr dicke Wurzeln, die zwar zunächst glatt sind, jedoch nach ihrer vollendeten Entwicklung runzelig werden, indem eine ziemlich starke Kontraktion erfolgt. Rimbach stellte eine Kontraktion von 10—30% der Wurzellänge fest. Die tiefer im Boden steckenden Teile der Wurzeln bleiben jedoch glatt. Diese Wurzeln sind also als ausgesprochene Befestigungselemente aufzufassen. Sie entwickeln erst, wenn sie ihre volle Länge erreicht haben, an dem glattbleibenden Teil Nebenwurzeln, jedoch nur nahe der Wurzelspitze, während ihr Hauptteil unverzweigt bleibt. Die Verzweigungen am Ende dienen also zur Verankerung, so daß der Zug bei der Kontraktion die Wurzel nicht aus dem meist recht nachgiebigen Substrat herausreißen kann. Dabei wird das anfänglich etwas nach oben wachsende Rhizomende herabgebogen und derart fest in den Grund gepreßt, daß, durch das Zusammenwirken der überaus zahlreichen Zugwurzeln, es kaum möglich ist, die Pflanze aus dem Grund zu reißen. Die Zugwurzeln steigen entgegen Draheims verallgemeinernder Beschreibung steil in die Tiefe. Draheims Ansicht, man könnte versucht sein, in den kräftigen Interzellularräumen der dicken Wurzeln Zuführungseinrichtungen für Atemluft vermuten, ist gewiß, in Anbetracht des nassen luftarmen Bodens, kaum von der Hand zu weisen. Freidenfeldt (53, 54) bringt auch das Kurzbleiben der Nebenwurzeln und den Mangel von Wurzelhaaren mit dem Luftmangel in Zusammenhang, und auf die gleiche Ursache führt Draheim das bereits von Schlicht (131) festgestellte, von D. bestätigte Fehlen einer Mykorrhiza zurück. Bei den Zugwurzeln konnte auch ich keine Wurzelhaare feststellen. Nach Draheim fehlen sie den Hauptwurzeln fast ganz, den Nebenwurzeln vollständig, wobei wieder nicht zu entnehmen ist, welchen der beiden Wurzeltypen er meint. Nach seiner Beschreibung derselben als seicht verlaufende, fein verzweigte Wurzeln dürfte er jedoch Nährwurzeln im Auge gehabt haben.

Die Nährwurzeln unterscheiden sich von den Zugwurzeln außer durch ihren Ursprung aus der Oberseite und den Flanken des Wurzelstockes, bei *I. Pseudacorus* sogar deutlich, vor allem dadurch, daß sie schon dicht hinter der Ursprungsstelle sich mehr oder weniger regelmäßig in 4 Zeilen (Schumann, 135) verzweigen. Die Verzweigungen bleiben allerdings kurz. Diese Wurzeln sind auch bei weitem schwächer als die Zugwurzeln der Unterseite und ihre Rindenschichten bleiben dauernd glatt, da eine Kontraktion nicht stattfindet. Die Endodermis ist bei ihnen schwächer ausgebildet als bei den Zugwurzeln. Ihr Verlauf im Boden unterscheidet sich gleichfalls von den erstgenannten, da sie nicht in die Tiefe dringen, sondern flach nahe der Oberfläche sich ausbreiten und so eine extensive Ausnützung des Bodens ermöglichen. Den flachen Verlauf dieser Wurzeln betrachtet Draheim (l. c.) als eine Anpassung an den Luftmangel im schlammigen Boden. An diesen Nährwurzeln konnte ich — im Gegensatz zu den Zugwurzeln und deren Verzweigungen, die auch nächst der Spitze kahl sind — eine ziemlich dichte Bekleidung mit kurzen Wurzelhaaren feststellen. Auch Hesse (78) fand bei Pflanzen, die im Flußschlamm wuchsen, eine reiche Wurzelbehaarung. Die Wurzelhaare hatten nach seiner Angabe 0,4 mm Länge und 0,007 mm Dicke.

Junge Wurzeln führen nach Draheim in der Spitze Stärke. Diese fehlt bei alten Wurzeln, dafür ist eine Metakutis ausgebildet, was nach Draheim an länger ausdauernden Wurzeln eine häufige Konservierungsart ist. Anderseits berichtet er, daß die Triebwurzeln nicht sehr lange lebensfähig seien. Nach meinen Beobachtungen trifft dies jedoch besonders bei den flach verlaufenden Nährwurzeln zu, während

die Zugwurzeln, wenn auch vielleicht abgestorben, doch sehr lange erhalten bleiben, was ja im Intersse einer festen Verankerung des Wurzelstockes sicher von großer Bedeutung ist. Auch Raunkiaer (**154**) bildet an dem in Fig. 606 wiedergegebenen Wurzelstock die nach unten gerichteten Wurzeln an den Abschnitten der letzten drei Jahrgänge ab. Erst den älteren Jahresteilen fehlen sie, woraus man also auch auf etwa dreijährige Konservierung schließen muß. Dies deckt sich auch mit meinen Beobachtungen, indem ich oft selbst noch an älteren Teilen recht gut erhaltene Zugwurzeln feststellen konnte. Nur an Pflanzen zu trockener Standorte konnte ich eine auffallend kurze Konservierung älterer Wurzeln feststellen, was mich in der Ansicht bestärkt, Draheim habe nur solche Exemplare zur Hand gehabt (Fig. 630).



Fig. 631. *Iris Pseudacorus*, Rhizomendigung im Herbst. Z Zug-, N Nährwurzeln. A aus dem Uferschlamm, B aus einer trockengelegten Wiese mit längeren, aber weniger Fasern. I—III Neutriebe. (Original B.)

Kommen an älteren Rhizomteilen nachträglich Seitenknospen zur Entwicklung, so tritt zunächst in deren Nähe eine — später entsprechend mehrere — neue Wurzel aus dem Wurzelstock hervor, deren Zusammenhang mit der jungen Triebknospe leicht zu erkennen ist. (42, 53, 54, 78, 131, 135, 154, B.)



Fig. 632. Das Rhizom Fig. 631 A nach Entfernen der Faserreste und der abgestorbenen Blätter. Man erkennt deutlich die Insertion der Zug- und Nährwurzeln. Die Internodien sind glatt, die dazwischenliegenden Blattnarben sind rauh. (Original B.)

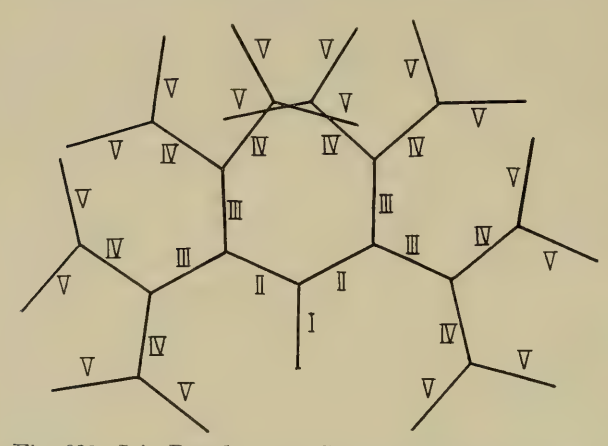


Fig. 633. *Iris Pseudacorus.* Schema der Horstbildung durch Rhizomverzweigung. Nur die notwendigen Verzweigungen bei Ausbildung von Blütenschäften sind berücksichtigt, wobei gleichzeitiger Eintritt der Blühfähigkeit der von I ausgehenden entsprechenden Verzweigungen II—II, III—III usw. angenommen wurde. (Original B.)

Wurzelstock. Die Grundachse der Wasserschwertlilie ist in der Regel sehr dick und derb fleischig. Im natürlichen Zustand ist sie dicht filzig mit mehr oder weniger langen borstenähnlichen Fasern bedeckt, zwischen denen sich an älteren Teilen die zahlreichen Reste abgestorbener Nährwurzeln zeigen. Diese Faserbedeckung ist am dichtesten und derbsten, jedoch verhältnismäßig kurz an Exemplaren extrem nasser Stellen, z. B. an Uferrändern (Fig. 631 A). An — für diese Art — extrem trockenen Standorten sind die Fasern feiner, länger, aber weitaus schütterer gestellt (Fig. 631 B), jedenfalls infolge der weniger reichen Blattentwicklung. (Fig. 631). Die Fasern, die den Wurzelstock gut gegen äußere Einflüsse decken, stehen in rings um das Rhizom verlaufenden Reihen und sind in den vordersten Teilen des Wurzelstockes meist noch mehr oder weniger durch vermodernde Parenchymreste miteinander verbunden, so daß ihre Herkunft aus den mechanischen Elementen der Blätter leicht zu erkennen ist. Die vordersten der abgestorbenen Bätter sind im Herbst noch unvermodert, gelb bis braun verfärbt und schließen gemeinsam mit den jüngsten Blättern des letzten Jahrganges, die noch mehr oder weniger frisch sind, die Triebspitze mit den Anlagen für das nächste Jahr ein. Die Fasern sind außerordentlich zähe und lassen sich nur schwer vom Wurzelstock entfernen. Nach ihrer Entfernung (Fig. 632) zeigt der Wurzelstock eine Querringelung von abwechselnd glatten nach rückwärts-abschüssigen, und rauhen nach vorne geneigten Ringen, aus denen, namentlich an der Grenzlinie, die Fasern entspringen. Die rauhen Ringe sind die Insertionsflächen der

abgestorbenen Blätter, die glatten Streifen die dazwischen liegenden verkürzten Internodien. An der Unterseite des Wurzelstockes ist die Ringelung zwar auch fortgesetzt, jedoch durch die in Massen dicht gedrängt stehenden Zugwurzeln undeutlich. Aus den Achseln einzelner Blätter, namentlich in vorderem Teil jedes Jahresabschnittes entspringen häufig seitliche Verzweigungen, und zwar, entsprechend der Blattlage, stets nur an den Flanken des Wurzelstockes. Im Stadium stärkerer Entwicklung bilden diese Seitenachsen kurze, aus breiter Basis sich konisch verengende Stümpfe, die gleichfalls bereits von den Insertionslinien abgestorbener Blätter treppenförmig geringelt erscheinen. Beim weiteren Heranwachsen der Seitenachsen verliert sich die Kegelform und sie werden, wie die Hauptachsen, etwa walzenförmig, in tonnenförmige Jahresabschnitte gegliedert.



Fig. 634. *Iris Pseudacorus.* Typische Horstbildung eines isoliert stehenden Exemplares. Wundschuh bei Graz, Steiermark. (Originalaufnahme B.)

Nur wenn eine Pflanze mehrere Jahre hindurch nicht geblüht hat, schließen sich mehrere solcher Jahresabschnitte kettenförmig aneinander und bilden ein langgestrecktes Rhizom, an dem sich höchstens schwächere Seitentriebe an beiden Flanken zeigen. Bringt ein Sproß einen Blütenstand, so steht der Blütenstengel als Terminalsproß am Ende des Rhizoms und es bilden sich gleichzeitig aus den Achseln der letzten Grundblätter meist zwei etwa gleichstarke Blattriebe, die je nach den Lebensbedingungen erst in einigen, frühestens im zweiten Jahre blühfähig werden. Infolge dieser immer wiederkehrenden Verdoppelung des Wurzelstockes kommt es bei einzeln freistehenden alten Exemplaren, die in ihrer Entwicklung nach keiner Richtung gehemmt sind, zur Ausbildung ringförmiger Horste von ½ m und mehr Durchmesser (Fig. 633, 634). Gewöhnlich stehen allerdings die einzelnen Individuen so dicht nebeneinander, daß die einzelnen Horste ineinanderwachsen und auf diese Weise mehr oder weniger dicht geschlossene Bestände bilden.

Das Ende jeder Grundachse ist ziemlich kurz abgestutzt und trägt die Scheiden der eben vegetierenden Grundblätter, so daß eine Scheide die nächstjüngere gänz-

lich einhüllt. Dabei ist jedoch deutlich eine Aufwärtskrümmung nicht nur der Blattscheiden, sondern auch des Wurzelstockendes zu bemerken, so daß die Blattinsertionen nicht eine vertikale, sondern eine etwas nach oben gerichtete schräge Ebene bilden. Entfernt man im Herbst die Blätter des eben ablaufenden Vegetationsjahres, so zeigt sich in der Scheide des letzten Blattes schon das erste des nächsten Jahrganges in weit vorgeschrittener Entwicklung, so daß es oft nicht einmal leicht fällt, die Jahrgänge zu trennen. Das erste Blatt schließt seinerseits das zweite gänzlich ein usw., so daß jedes weitere Blatt bedeutend kleiner wird. Die einzelnen Blätter sind dabei durch schon in diesem Alter ganz deutlich entwickelte, 0,5—1 mm lange Internodien voneinander getrennt, die zufolge der Einschachtelung stets um Blattdicke hinter dem nächstäußeren zurückspringen, so daß das ganze Sproßende einen stufenförmigen Kegel bildet. Die Entwicklung der Unterseite überwiegt etwas der der Oberseite, so daß das Sproßende eine Wendung nach oben zeigt. An beiden Flanken ist eine dem Blattrücken entsprechende deutliche Kante bemerkbar (Fig. 635). An den letzten Internodien des vergangenen Jahrganges zeigen sich deutlich die Spitzen hervorbrechender Zugwurzeln, die dann gewissermaßen das Gegengewicht gegen die aufwärtsgerichtete Tendenz des Sproßendes bilden.



Fig. 635. *Iris Pseudacorus.* Freipräparierte Rhizomspitze im Herbst. A ≻ alter, N ≺ nächstjähriger Teil, Wa Wurzelanlagen. (Original B.)

Das von zahlreichen Gefäßbündeln, die die große Zähigkeit des Rhizoms bedingen, wirr durchzogene Parenchym des Wurzelstockes ist rötlich gefärbt und enthält soviel Gerbstoff, daß es zum Gerben sowie in Verbindung mit Eisensalzen zum Schwarzfärben verwendet werden kann. Früher war der Wurzelstock als *Radix Acori palustris* offiziell gebräuchlich (**154** B).

Blätter. Wie schon weiter oben erwähnt, sind die Grundblätter in der Weise am Wurzelstock inseriert, daß ihre Scheide ihn vollständig umfaßt. Dabei ist die Blattstellung so gerichtet, daß die Kiele des durch die ½-Stellung hervorgerufenen Fächers an die Seitenflanken des Rhizomes anschließen, so daß der Blattfächer flach auf den Boden zu liegen käme, würde die bereits knapp oberhalb der Insertion beginnende Aufwärtskrümmung der Scheiden unterbleiben. Infolgedessen ist die Ebene der Blattstellung normalerweise um 90° gegenüber der Wachstumsrichtung der Grundachse verdreht. Diese Normalstellung kann jedoch, wie später gezeigt wird, eine gewisse Modifikation erfahren.

Die Blätter sind linealisch-schwertförmig, allmählich in die Spitze auslaufend, und infolge ihrer Breite und der starken Spreitenentwicklung deutlich reitend. Gewöhnlich sind sie 1—3 cm breit (meist 2 cm) und 50 cm bis 1 m hoch, je nach der Größe der Gesamtpflanze; sie sind stets nur wenig kürzer als der Blütenstengel. Ausnahmsweise können die Dimensionen jedoch noch größer sein, wie bei den oben erwähnten Riesenexemplaren aus den Auwäldern der Ritschein in Oststeiermark, bei denen ich eine Blattbreite von über 3,5 cm bei etwa 1,35 m Länge messen konnte. So mächtige Blätter bedürfen natürlich einer ziemlich bedeutenden mechanischen Festigung. Diese wird im unteren Teil durch das Übereinandergreifen mehrerer Blattscheiden von hohem Turgor, die aber mechanisch nicht sehr fest sind — sie fallen auseinandergenommen leicht um —, erreicht. Die Flügel der Scheide sind verhältnismäßig sehr dick, die größte Dicke erreichen sie etwa zwischen dem zweiten und letzten Drittel gegen den Rücken des Blattes. Die im Querschnitt langgestreckten Gefäßbündel reichen beinahe von der äußeren bis zur inneren Parenchymschichte und liegen in schmalen Parenchymbändern, welche die großen Lufträume

zwischen der inneren fast chlorophyllfreien und der äußeren Assimilationsparenchymschichte trennen. Gegen die Spreite zu werden die mechanischen Elemente der Gefäßbündel wesentlich stärker. Auch die Blattspreite ist von großen Lakunen durchsetzt. Unterhalb der papillösen Epidermis befindet sich beiderseits ein mehrschichtiges Assimilationsparenchym. In regelmäßigen Abständen sind darin die Hauptgefäßbündel verteilt, die jedoch im Querschnitt sehr langgestreckt erscheinen und daher über das Assimilationsgewebe in den Lakunenraum ragen und zwar umgeben von einem Parenchymband, welches mit dem des gegenüberliegenden Bündels in Zusammenhang steht und den inneren Luftraum in Längskanäle zerlegt. Zwischen je zwei Hauptbündeln liegen ganz innerhalb des Assimilationsparenchyms noch viel kleinere Nebenbündel in wechselnder Anzahl, die mechanisch nur schwach entwickelt sind. Bei sehr breiten Blattspreiten ist im Querschnitt eine besondere Verdickung der mittleren Partie gegenüber den verhältnismäßig sehr dünnen Blatträndern zu beobachten, die sich schon bei äußerlicher Betrachtung wie eine Art

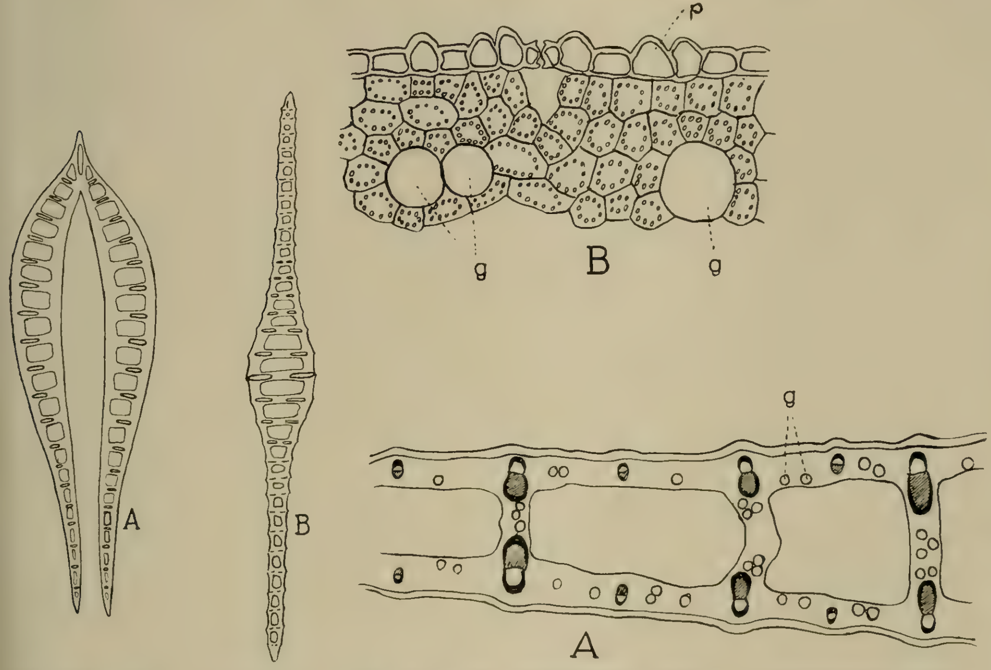


Fig. 636. *Iris Pseudacorus.* A Blattscheide, B Blattspreite im schematischen Querschnitt. (Original B.)

Fig. 637. *Iris Pseudacorus*, Blatt. A Querschnitt durch einen Teil des Blattes, schematisiert, B ein Stück des Assimilationsgewebes, p papillöse Epidermis, g Gerbstoffzellen. (Nach Raunkiär.)

Mittelrippe vorhebt. In diesem Teil sind die Hauptbündel besonders groß und vor allem mechanisch außerordentlich stark entwickelt. Das mittlere dieser Bündel, bei den Riesenexemplaren aus den Ritscheinauen sogar zwei, reichen mit ihren mechanischen Elementen bis unmittelbar an die Epidermis und sind infolgedessen von außen als ein (bezw. zwei) gelbliche Kiele zu beiden Seiten des Blattes deutlich erkennbar. Der Siebteil dieser Bündel ist von einer ungemein dicken Kappe sehr dickwandiger kleiner Zellen, mit ganz engen Lumen direkt umhüllt. Der im Querschnitt schmal dreieckige Gefäßteil wird zunächst von einer Schicht kleiner Zellen, deren Wanddicke dem Zellumen etwa gleich ist, umgeben, darauf folgen dann

große Zellen mit weitem Lumen, aber ebenfalls stark verdickten Wänden. Die übrigen Hauptbündel sind ähnlich gebaut, jedoch bei weitem nicht so stark mechanisch ausgebildet. (Fig. 636.)

Die großen Lufträume der *Iris*-Blätter werden meist als Durchlüftungssystem gedeutet, in dem Sinne etwa wie die Lufträume eines *Nymphaea*-Stengels. Tatsächlich kann aber ein unmittelbarer Gasaustausch in der Längsrichtung der Blätter nicht erfolgen. An den Stellen, an denen die parallelen Hauptbündel durch Queranastomosen verbunden sind, werden auch die Lufträume von quergestellten parenchymatischen Diaphragmen abgeteilt, so daß eigentlich nur relativ kurze, längsgestreckte Luftkammern vorhanden sind. Auch an den Stellen der größten Blattdicke fehlen die Diaphragmen nicht. Es ist daher auch nicht möglich, einen Gasstrom in der Längsrichtung durch ein Blatt zu leiten. Der Gasaustausch ist unbedingt auf die Mitwirkung des Parenchyms angewiesen (B.).

Im ganzen Parenchym verteilt liegen in den Blättern große Gerbstoffzellen. (Fig. 637). Durch das Fehlen eines Wachsüberzuges erscheinen die Blätter hell grasgrün. Der Gerbstoffgehalt mag die Ursache der bräunlichen Verfärbung absterbender Blätter sein, an dem man *Iris Pseudacorus*-Bestände im Herbst schon von weitem von den hellgelb verfärbten *Acorus Calamus*-Beständen unterscheiden kann. Nach Draheim besitzen die Blätter Wasserausscheidung wahrscheinlich durch Wasserspalten wie andere Iridaceen.

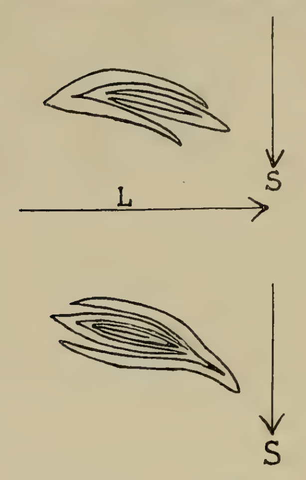


Fig. 638. *Iris Pseudacorus.* Lichtorientierungsbewegung, aus ihrer Lage versetzter Blattfächer. S ↓ Südrichtung, L Lage vor der Orientierungsbewegung. (Nach Erman.)

Erman (48) beobachtete bei *I. Pseudacorus* an stark belichteten Standorten, daß in der Natur die überwiegende Zahl der Individuen die Blätter in der Nord-Süd-Richtung orientiert haben. Wird ein solches N.-S.-orientiertes Exemplar der Sonnenform durch Ausgraben und Wenden aus seiner Lage gebracht, so sucht es die Blätter durch Torsion wieder in die frühere Lage zurückzubringen. Dabei ist die Art und Stärke der Torsion von der Größe des Maximalwinkels zwischen Blattstellungsebene und Wurzelstock abhängig. Erman nimmt an, daß die Perzeption der Lichtdifferenz, die als Reiz empfunden wird und die Bewegung auslöst, in den höher gelegenen Teilen des Blattes erfolgt. Die Zuwachsreaktion, durch die die Torsion zustande kommt, erfolgt hingegen mehr in den basalen, chlorophyllarmen Teilen ungefähr im unteren Fünftel bis Zehntel der mittleren Höhe des Individuums (Fig. 638). Unter der Schattenform konnte Erman zwei verschiedene Typen unterscheiden, einen Typus, der vollkommen analog der Sonnenform reagiert, jedoch seltener vorkommt, und einen zweiten in überwiegender Mehrheit der Fälle, bei dem die Reaktion ausbleibt. Worauf der Unterschied der beiden Schattentypen beruht, wurde nicht untersucht.

Die Stengelblätter sind bei *I. Pseudacorus* gleichfalls immer krautig, selbst noch die Spathablätter. Die untersten Stengelblätter sind den Grundblättern vollkommen gleichartig, mit zunehmender Höhe der Insertion nimmt der Spreitenteil im Verhältnis zum Scheidenteil an Länge ab. Die oberen Hochblätter — und ebenso die Spathen — bestehen eigentlich nur mehr aus einer Scheide, sind jedoch immer krautig.

Stengel und Blütenstand wurden schon im allgemeinen Teil ausführlich besprochen, sodaß sich eine nochmalige Beschreibung erübrigt. Es sei nur noch darauf

hingewiesen, daß gerade *I. Pseudacorus* als ein besonders primitiver Typus auffällt, bei dem noch keine stärkere Vereinfachung des Blütenstandes stattfindet. (3, 4, 42, 48, B.)

Blüte. Wie bereits oben (allgemeiner Teil) erwähnt, stehen bei *I. Pseudacorus* stets mehrere Blüten in einer zweiblättrigen Spatha eingeschlossen. Dabei kommt es jedoch nur selten vor, daß zwei Blüten einer Spatha gleichzeitig in Anthese stehen. Gewöhnlich schiebt sich während des Blühens einer Blüte die Knospe der nächstältesten an ihrem verhältnismäßig langen Stiel so weit hervor, daß das ganze Perigon außerhalb, der Fruchtknoten aber noch zwischen die Spathablätter zu liegen kommt, und erst nach dem Abblühen öffnet sich die nächste Blüte. Während des Aufblühens wickeln sich zunächst die äußeren Perigonabschnitte aus ihrer gedrehten Knospenlage auf und geben so die drei Griffelschenkel frei. Diese stehen noch steil aufrecht, liegen aber, sobald der Halt durch die einhüllenden Perigonabschnitte wegfällt, einander nicht mehr an, sondern treten bereits mit den Spitzen ziemlich auseinander. Die Lippen (äußere Perigonabschnitte) halten sich dann noch längere Zeit in mehr oder weniger horizontaler Lage und wenden sich erst später langsam mit den Endlappen abwärts. Dieses Absinken der Endlappen ist demnach nicht auf eine einfache Schwerkraftwirkung zurückzuführen, sondern ist eine aktive Wachstumsbewegung. Erhärtet wird diese Tatsache auch dadurch, daß die Endlappen der Lippenblätter selten genau senkrecht hängen, sondern die Senkrechte bald nicht erreichen, also nach außen geneigt bleiben, bald aber sogar übergehen, so daß die Spitzen nach innen geneigt werden.

Die großen und auffälligen, hellgoldgelben, aber geruchlosen Blüten unterscheiden sich vom Grundplan der *Iris*-Blüte nur durch die schwache Entwicklung der inneren Perigonabschnitte, die mitunter sogar fehlen können. Der schlanke langgestreckte Fruchtknoten ist dreikantig und gegen die Spitze zu schwach schnabelartig verengt. Aus ihm erhebt sich die heller gelb bis grünlich gefärbte Perigonröhre als enger dreikantiger Trichter von 7 mm bis 1 cm und mehr Länge, an dem die Mittelverdickungen der Perigonabschnitte als leicht vorspringende Wülste zu erkennen sind. Auch die großen äußeren Perigonabschnitte sind an der Außenseite des Nagels meist grünlich überlaufen. Der breite, nach abwärts gerichtete Endlappen trägt in der Mitte gerade vor dem Schlund einen dottergelben, von einer schwärzlichen oder purpurbraunen Aderzeichnung eingefaßten Fleck als auffallendes Saftmal. Es kommen jedoch — auch wildwachsend — auch Formen ohne diese Blütenzeichnung vor. Eine weitere dunkle Aderzeichnung führt auch innerhalb des Schlundes zu den Saftlöchern. Die ganzen übrigen Blütenteile sind gleichmäßig goldgelb gefärbt. Es kommen aber auch da Farbvarietäten vor, wie z. B. die heller gelbgefärbte *I. Pseudacorus* var. *pallidiflava* Asch. et Gr., die auch durch längere innere Perigonabschnitte auffällt. Der große eirunde Endlappen der äußeren Perigonabschnitte verengt sich plötzlich durch Aufbiegung der Seitenränder in den nach oben rinnenförmigen Nagel, der durch eine starke Mittelverdickung gefestigt wird. An der Übergangsstelle in die Perigonröhre ist der dreikantige Staubfaden in der Weise angeheftet, daß die eine Kante nach außen gewendet ist. In gleicher Höhe befinden sich aber auch zu beiden Seiten des Staubfadens zwei Vorsprünge auf der Innenseite des Perigonabschnittes, die sich den rückwärtigen Kanten des Filamentes zuwenden und mit diesem gemeinsam die Wandungen zweier Nektarlöcher bilden (vergl. Fig. 628, 629).

Die inneren Perigonabschnitte (Standarten) sind stark verkümmert. Sie sind in bezug auf Größe und Gestalt sehr variabel. Ihre Durchschnittslänge ist etwa 2,5—3 cm, doch können sie nach Dykes (45, 46) auch auf winzige Punkte reduziert sein. Meist werden sie als linealisch beschrieben. Ich fand jedoch ziemlich ausnahmslos einen weit komplizierteren Bau. Dem Umriß nach wären sie eher als lanzettlich, besser noch löffelförmig zu bezeichnen, wozu noch ihre konkave Wöl-

bung sehr verleitet. Am Ende verhältnismäßig flach, sind sie im mittleren Teil seitlich zusammengeklappt, und knapp vor dem Übergang in die Perigonröhre, in der Höhe der vorspringenden Leisten der Lippen mit flügelartigen Lappen plötzlich in einen ganz kurzen Nagel verengt. Die Lebensdauer der inneren Perigonabschnitte ist im allgemeinen sehr knapp. Schon vor Eintritt der Blüte in das weibliche Stadium beginnen sie zu verwelken und krümmen sich dabei nach innen ein.

Die Staubfäden sind an ihrer Anheftungsstelle an die Lippe scharf dreikantig, gegen die Anthere zu flachen sie jedoch etwas ab. Sie sind meist viel kürzer als die gelbe, nach außen gewendete Anthere. In einem Exemplar aus den Auen der Lafnitz bei Fürstenfeld (Oststeiermark) fand ich nur einen Staubfaden am Perigon, die beiden anderen hingegen vollständig dem Griffel angeheftet. (Fig. 639.) In der Höhe der Anheftung waren sie ebenfalls dreikantig, die vordere Kante verlief



Fig. 639. *Iris Pseudacorus.* Abnormer Griffel bei der Anthese; 2 Filamente (f) entspringen dem Griffel g, dritte normal der Blumenkronröhre. (Orig. B.)

Fig. 640. *Iris Pseudacorus,* Blüte der bombophilen Form mit abnorm vorstehenden Antheren (A) im männlichen Stadium; die inneren Perigonabschnitte (i P) sind noch nicht welk. (Original B.)

jedoch nach unten allmählich in den Griffel, so daß sie sich dem Perigon so anfügte, als ob sie mit diesem verwachsen wäre. Die Gesamtlänge des Staubblattes ist in der Regel geringer als der Abstand von der Anheftungsstelle bis zum Narbenläppchen, so daß dieses meist vor die Anthere zu liegen kommt. Ich konnte aber auch Fälle beobachten, in denen die Anthere beträchtlich oder doch um ein Weniges über dem Narbenlappen vorstand (Fig. 640). Die Pollination erfolgt nur selten unmittelbar nach dem Aufblühen. In der Regel beobachtete ich sie erst mehrere

Stunden nachher. Dabei springt die Anthere allmählich von unten nach oben in 2 Längsstreifen auf. Nach dem vollständigen Aufspringen beginnen die Antherenwände zu schrumpfen und die Anthere verkürzt sich etwa um ein Drittel ihrer ursprünglichen Länge. Dadurch wird der gelbe Blütenstaub hervorgepreßt und fällt, wenn kein Insektenbesuch stattfindet, schließlich auf die Lippe. Nach Warnstorf (**208**) ist der Blütenstaub im Wasser kugelig, sehr groß (Durchmesser durchschnittlich 125 μ) und hat eine netzig-warzige Oberfläche.

Der Griffel teilt sich in der Höhe der Staubblattinsertion in die drei blumenblattähnlichen Äste, deren beide Endlappen miteinander eine etwa herzförmige Oberlippe bilden und einen unregelmäßig fein gesägten Rand besitzen. Das Narbenläppchen hat etwa die Form eines abgestumpften gleichseitigen Dreieckes. Am ersten Tag der Anthese liegt es den Endlappen noch direkt an, so daß die Blüte sich in einem männlichen Stadium befindet. In der Regel am zweiten Tag wendet es sich abseits und die Blüte befindet sich im weiblichen oder besser ausgedrückt, da noch nicht aller Blütenstaub verbraucht ist, im zwitterigen Stadium. (45, 46, **208**, B.)

Blütenbiologie: Wie schon im allgemeinen Teil erwähnt, stellt die *Iris*-Blüte biologisch einen dreifachen Lippenapparat vom *Antirrhinum*-Typus dar. Um zum Nektar zu gelangen, müssen die Besucher, Apiden und Syrphiden, auf die durch das Saftmal deutlich gekennzeichnete Lippe anfliegen und längs des Nagels der Lippe ins Innere der Blüte eindringen. Gegen unliebsame Besucher ist noch durch Ausbildung der Saftlöcher vorgesorgt, die es nur Insekten mit 7 mm langem Rüssel ermöglichen, den Nektar zu erreichen; um ihn voll ausbeuten zu können, ist eine Rüssellänge von 15 mm erforderlich. Beim Besuch junger Blüten im männlichen Stadium wird, da das Narbenläppchen noch hochgeklappt ist, lediglich Blütenstaub auf den Rücken des Besuchers gestreift. Bei zwittrigen Blüten stellt sich dem besuchenden Insekt zunächst das Narbenläppchen in den Weg und wird beim Einkriechen zurückgeklappt, wobei es mit der papillösen Oberseite über den Rücken des Insekts streift und, wenn dieser mit Pollen beladen war, gründlich bestäubt wird. Auf dem weiteren Weg streift der Besucher wieder die Anthere und belädt sich von neuem. Meist kriechen die Bestäuber, nachdem sie den Nektar ausgetrunken haben, nach rückwärts schreitend, den gleichen Weg wieder aus der Blüte heraus. Dabei können sie den neu aufgenommenen Blütenstaub nicht auf die Narbe übertragen, da diese von dem durchkriechenden Insekt nach oben geklappt wird, so daß die papillentragende Seite nicht berührt werden kann. Auf diese Art ist Selbstbestäubung der Teilblüte ausgeschlossen, nicht aber die Selbstbestäubung einer Gesamtblüte, da die Insekten sehr oft die eine Lippe verlassen, um sofort auf die zweite Lippe derselben Blüte anzufliegen. Knuth nimmt regelmäßige Fremdbestäubung und nur ausnahmsweise Selbstbestäubung an. Ich glaube aber, daß beide ziemlich gleich häufig sein dürften, außer wenn in dichten Beständen die Blüten nahe beisammenstehen, so daß die Besucher sogleich eine andere Blüte befliegen. Eine spontane Selbstbestäubung kann nach der ganzen Blüteneinrichtung allerdings nur in den seltenen Fällen eintreten, in denen die Antheren über den Narbenlappen vorstehen. Ich glaube allerdings, daß in diesen Fällen die Narbe oft erst nach dem vollständigen Verwelken der Anthere heruntergeklappt werden kann, da ihr die Anthere so dicht anliegt, daß das Läppchen angepreßt bleiben muß.

Nach Knuth (**102**) kommt *I. Pseudacorus* in zwei blütenbiologischen Rassen, a) *bombophila* Knuth und b) *syrphophila* Knuth, und einer selteneren Zwischenform der beiden Rassen c) *intermedia* Knuth vor. Der Unterschied zwischen den drei Rassen liegt hauptsächlich im Abstand zwischen dem Griffelschenkel und dem dazugehörigen Perigonabschnitt, der bei *f. bombophila* 6—10 mm, bei *f. syrphophila* weit geringer ist, so daß die beiden Blütenteile dicht übereinander liegen. Bei der Intermediärform hält der Abstand etwa die Mitte ein.

Die Schlundhöhe der hummelblütigen Form entspricht gerade der Höhe einer kriechenden Hummel. (Fig. 641.) Diese steigt in der oben geschilderten Weise in die Blüte ein, wobei sie die Befruchtung durchführt und sich neuerlich mit Pollen beladet. Sprengel (**174**) und Knuth (**102**) beobachteten dann stets, daß die Hummel den Blütenabschnitt wieder, rückwärts kriechend, auf dem gleichen Weg verläßt, um einen anderen Abschnitt derselben Blüte oder eine andere zu befliegen. Hermann Müller (**142**) hingegen fand diese Art nur bei der Intermediärform, bei der bombophilen hingegen beobachtete er stets, daß die Hummeln nach Ausbeutung des Nektars des einen Blütenabschnittes gleich auf dem kürzesten Weg zum nächsten krochen, indem sie aus dem seitlichen Zwischenraum zwischen Griffelast und Perigonblatt heraussteigend gleich an den Rand der benachbarten Lippe hinübergriffen und, natürlich ohne Narbe oder Anthere zu berühren, in den nächsten Blütenschlund einstiegen. Auf dem gleichen Weg gingen sie dann zum dritten Blütenabschnitt über, um sich auch hier zur Ausbeutung des Honigs unter das Griffelblatt zu drängen, und fliegen endlich auf eine andere Blüte, die ganz in der gleichen Weise ausgebeutet wurde. Eine Selbstbestäubung ist auf diese Weise natürlich vollkommen ausgeschlossen; doch muß man hier entschieden von Honigraub sprechen, da der Zweck des Nektars nur in dem zuerst beflogenen Abschnitt derBlüte erfüllt wird.



Fig. 641. *Iris Pseudacorus forma bombophila*, Eingang in einen Blütenabschnitt. (Original K.)

Von Apiden beobachtete H. Müller die Arbeiterin der Honigbiene, die jedoch mit ihrem kurzen Rüssel vergeblich nach Honig suchte oder höchstens die oberste Schichte erreichte und die Blüte dann seitlich durch den oben geschilderten Zwischenraum verließ. Die kleine *Osmia rufa* L. kann den Nektar mit ihrem langen Rüssel wohl erreichen, ist aber viel zu klein um zu befruchten, da sie weder Narbe noch Anthere mit dem Rücken berührt. Als legale Bestäuber treten dafür *Bombus*-Arten auf wie *Bombus agrorum* F., den Knuth viel häufiger als andere Arten sah, *B. hortorum* L. ebenfalls von Knuth beobachtet, und nach H. Müller auch *B. rajellus* K.; Knuth beobachtete ebenfalls die Honigbiene. Die legale Bestäuberin der syrphophilen Form, die Schnabelfliege *Rhingia rostrata* L. befliegt natürlich auch die bombophile Rasse. Für diese ist sie jedoch nur schädlich. H. Müller wie auch Knuth beobachteten häufig, daß sie, ihrer geringen Größe wegen, ohne Narbe oder Anthere zu berühren, in den Blütenschlund hineindringt, ihren 11 mm langen und darum zur Ausbeutung des Nektars gut geeigneten Rüssel in die beiden Saftlöcher steckt, um zu trinken. Dann geht sie, um noch zu fressen, einige Schritte zurück bis unter die Anthere, richtet dort den Kopf in die Höhe, streckt den langen Rüssel bis zur Anthere empor und frißt Blütenstaub.

An dieses kleine Insekt ist hingegen die *f. syrphophila* besonders angepaßt. (Fig. 642.) Bei dieser ist der Griffelast dem dazugehörigen Perigonblatt dicht angepreßt. Infolge der Wölbung, besonders der Oberlippe des Lippenapparates,

bleibt unter dem herabgebogenen Narbenläppchen noch ein kleiner Eingang frei, der eben für eine mittelgroße Schwebefliege, wie *Rhingia rostrata*, hinreichend groß ist, während einer Hummel der Weg in den Raum zwischen den beiden Lippen verschlossen ist. Die Schwebefliege kriecht genau so in die Blüte ein, wie die Hummel in die bombophile Form, dringt bis zu den Saftlöchern am Grunde der Blüte vor, wobei sie zuerst die Narbe, dann die Anthere streift. Nachdem sie Nektar getrunken hat, kriecht sie rückwärtsschreitend wieder den gleichen Weg zurück, ohne aber Pollen zu fressen, und fliegt auf eine andere Blüte. Bei der Gewohnheit der Schwebefliegen, im Flug größere Bogen zu beschreiben, kommt sie selten gleich auf einen anderen Abschnitt derselben Blüte zurück, so daß Fremdbestäubung weitgehend gesichert ist.

Hummeln können in diese Blüten zwar nicht eindringen, doch können sie unter Umständen seitlich Honig rauben. So beobachtete H. Müller *Psithyrus vestalis* Fourc (♀), eine große, 25 mm lange und 10 mm dicke Schmarotzerhummel, häufig



Fig. 642. *Iris Pseudacorus forma syrphophila* im Zwitterstadium. Die Narbenlappen sind herabgebogen, die inneren Perigonabschnitte sind verwelkt. (Original B.)

an den Blüten herumbiegend und schließlich den Rüssel über dem Grund des freien Teiles eines äußeren Perigonabschnittes seitlich in eines der beiden Saftlöcher steckend und saugend. Dabei wird natürlich weder Narbe noch Anthere berührt.

Die seltene Mittelform vereinigt die Nachteile beider Formen, was Knuth als Ursache ihrer Seltenheit betrachtet. *Rhingia* kann ohne zu bestäuben eindringen und in der beschriebenen Weise dem Pollenraub nachgehen, ebenso ist es aber den Hummeln möglich, den für sie etwas zu engen und daher unbequemeren Eingang von der Lippe aus zu meiden, und, wie *Psithyrus vestalis* an der Schwebfliegenform, einfach von der Seite die Saftlöcher zu erreichen (**102**, **142**, **174**).

Postflorationserscheinungen. Gewöhnlich am dritten Tag nach dem Erblühen welkt die Blüte ab, nachdem die kleinen inneren Perigonblätter schon vor Eintritt des Zwitterstadiums gewelkt sind. Dabei heben sich, offenbar durch eine Wachstumsbewegung auf der Unterseite der Mittelverdickung, die drei äußeren Perigonabschnitte wieder in die Höhe, während gleichzeitig der Endlappen sich nach oben einzurollen beginnt; auch die Griffeläste schrumpfen und schließlich sieht man die

aufgerichteten Nägel der äußeren Perigonabschnitte von dem nach innen gerollten Wulst, der aus dem zarten Teil des Perigons gebildet wurde, gekrönt. Die zarten Teile verfließen schließlich gewissermaßen, indem sie ungemein rasch verwesen. Endlich welkt der bis dahin feste Teil des Perigons auch und fällt vom Fruchtknoten ab, wobei mitunter noch ein Rest vom Griffel stehen bleiben kann. Im Laufe der Fruchtentwicklung strecken sich die Stiele noch stark in die Länge, wobei sie an Stärke ebenfalls zunehmen. Dennoch vermögen sie meist die schwere Frucht nicht zu tragen, so daß diese in der Regel mehr oder weniger herabhängt. Die Spathablätter vertrocknen zu häutigen Resten (B).

Die **Frucht** (Fig. 643) ist eine etwa walzenförmige, abgerundet dreikantige Kapsel, die am Ende in eine kurze, stumpfe, etwas schnabelartige Spitze zusammengezogen ist. Anfänglich saftig grün, wird sie zur Reifezeit gelbbraun. Sie enthält zahlreiche Samen, die infolge ihrer flachen Form sehr gleichmäßig in den Fächern liegen. Durch die große Zahl von Blüten in jeder Spatha und die starke Verzweigung des Stengels entstehen auch auf jedem Stengel zahlreiche Früchte, meist wenigstens zwei aus jeder Spatha, so daß ihre Gesamtheit ein beträchtliches Gewicht besitzt, und der Stengel häufig niedergebogen wird. Die ziemlich langen Fruchtstiele sind in der Regel gleichfalls zu schwach, um die bis 4—5(—6) cm lange Kapsel aufrecht zu erhalten, so daß diese mehr oder weniger hängen. Auf diese Weise werden die Samen nach dem Aufspringen der Kapsel leicht ausgestreut (B).



Fig. 643. *Iris Pseudacorus*, Fruchtstand. (Original B.)

Samen: Die etwa kreisrunden, scharfkantig plattgedrückten, glatten Samen sind etwa 6—8 mm breit und 2—3 mm dick. Sie sind außerordentlich leicht, sodaß sie im Wasser gut schwimmen, was zur Ausbreitung längs der Wasserläufe, sowie, unter Mitwirkung des Windes, längs der Ufer eines stehenden Gewässers führt. Die Ursache ihres Schwimmvermögens liegt im anatomischen Bau des Samens, der nach Nagy (106) der Verwandtschaft entsprechend dem *Laevigata*-Typus angehört. Von den in vielem ähnlichen Samen des *Setosa*-Typus unterscheiden sie sich dadurch, daß die Raphe an der Oberfläche nicht hervortritt. Die Epidermiszellen sind im Längsschnitt rechteckig, im Querschnitt meist langgestreckt polygonal, ihre äußere Tangentialwand ist verdickt, die innere, wie die Seitenwände. sind dünn. Spaltöffnungen fehlen in der Epidermis. Die Wände der Parenchymzellen sind tüpfelig verdickt und — bei *I. Pseudacorus* von allen durch Nagy untersuchten Arten des *Laevigata*-Typus am stärksten — verholzt. Sie sind am reifen Samen von Luft erfüllt, und lassen zwischen sich viele Interzellularräume frei. Die gerbstofführenden Zellen sind zerstreut. Neben der ölhaltigen Schichte sind einige Reihen der Parenchymzellen unverholzt und dünnwandig. Diese Zellen zerreißen leicht und es entsteht auf diese Weise ein großer Luftraum zwischen der, eine Zellreihe dicken, ölführenden Schichte und dem, mit der Epidermis eng verwachsenen Parenchym. Die Epidermiszellen des Hilum unterscheiden sich von den übrigen nur durch die tüpfelige Verdickung der Zellwände. Die Epidermiszellen an der Innenwand des Keimungskanales sind dickwandig mit vielen Tüpfeln und

verholzt, und werden noch von Versteifungszellen, die aber nicht im geschlossenen Verband stehen, verstärkt. Der große Luftraum dient dem Samen als Schwimmapparat. Eindringen von Wasser ist durch den Bau der Epidermis mit dem darunter liegenden Parenchym sehr erschwert. Nur langsam, unter Zerfall des Parenchyms nimmt der Samen das Wasser auf, was für eine Pflanze nasser Standorte von Wichtigkeit ist (106).

Subsect. 1. *Sibiricae.*

11. Iris sibirica L. (incl. var. erirrhiza Posp.) Sibirische Schwertlilie, blaue Schwertlilie.

Verbreitung und Vorkommen. Auch diese schöne Schwertlilie besitzt in Europa ein weites Areal, wenn sie auch fast überall nur zerstreut, oft sogar selten vorkommt und in vielen Gegenden nur auf wenige Fundorte beschränkt bleibt. Ihr allgemeines Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Zentraleuropa westlich über den südlicheren Teil Frankreichs, Italien, Serbien im Süden, nach Osten über Rußland und das gemäßigte Asien (Sibirien) bis Japan[1]), nach Norden zu nach einigen Angaben bis Dänemark und Südskandinavien. Nach Ascherson und Graebner[2]) ist sie jedoch bereits für Holstein zweifelhaft und wird gegen die Ostseeküste hin selten, wie in Mecklenburg, Pommern, West- und Ostpreußen. Dem nordwestlichen Mitteleuropa fehlt sie vollständig. Himmelbauer-Stumme (80) bezeichnen ihr Areal daher als eurosibirisch, die Art als mitteleuropäisch entsprechend der Angabe Dykes (46), der *I. sibirica* als „sicher zentraleuropäisch" bezeichnet. Nach Ascherson und Graebner[3]) verläuft ihre mitteleuropäische Nordwestgrenze von der Elsäßer und Pfälzer Rheinfläche, wo *I. sibirica* bereits fehlt, über Kreuznach, Koblenz, den Meißner, Heiligenstadt, den nordwestlichen Harz, Hannover, Braunschweig, Neuhaldensleben, Stendal, Havelberg und Hagenow (Fig. 644). Im Grenzgebiet in Baden kommt sie nach Döll[4]) besonders in der Umgebung des Bodensees und auf der Rheinfläche vor, jedoch nirgends häufig. So tritt sie bei Konstanz bei der Bleiche am Rhein, im unteren Paradies und auf dem Wollmatinger Ried zwischen Ludwigshafen und Bodmann auf, im Kanton Schaffhausen, weiters im Breisgau zwischen Saspach und Ichtingen. Auf Rheinwiesen wächst sie bei Memprechtshofen und Karlsruhe, besonders in der Ackerhecke bei Knielingen, auf Wiesen bei Eggenstein und Friedrichsfeld. Im Jura tritt sie bei Aasen, Sumpfohren und Mundelfingen auf. In der Schweiz tritt sie stets nur in tieferen Lagen auf, dafür stellenweise so massenhaft, daß sie nach Dodel (40) oberhalb der Eisenbahnstation Altstetten bei Zürich die Sumpfwiesen beiderseits der Bahn zur Zeit der Anthese, d. i. Mitte Mai bis Ende Juni, oft weithin blau färbt.

Auch in Österreich resp. den Nachfolgestaaten der österreichisch-ungarischen Monarchie ist *I. sibirica* allgemein verbreitet, von Tirol über Ober- und Niederösterreich, die Sudetenländer, Galizien, Bukowina, längs der ganzen Karpathen bis in die ungarische Tiefebene und in das Küstenland. Überall sind ihre Standorte sehr sporadisch verteilt. In Steiermark tritt sie z. B. am häufigsten im oberen Ennstal, oft in den berühmten Ennstaler Narzissenwiesen auf, fehlt dem mittleren Murtal vollständig, ist aber in der Oststeiermark im Gebiet von Fürstenfeld und dem angrenzenden Burgenland wieder verbreitet, wenn auch nicht häufig, so daß sie meist übersehen und als ausgerottet durch Drainage betrachtet wurde. In

[1]) Nach Hegi. Fl. Mitteleuropa II. Möglicherweise ist diese Angabe eine Verwechslung mit der ostasiatischen *Iris orientalis.*

[2]) Ascherson u. Graebner, Fl. d. nordostdeutschen Flachlandes, 1898/99, S. 202.

[3]) Ascherson u. Graebner, ebenda.

[4]) Döll, Fl. v. Baden.

Kärnten wird sie einzig für St. Georgen am Sandhof und St. Thomas bei Wolfsberg angegeben. Im Küstenland tritt auch die *var. erirrhiza* (= *Iris erirrhiza* Rap.) auf, die sich von der typischen Form namentlich durch den armdicken Wurzelstock, die fast Stengelhöhe erreichenden Blätter und auffallend schmale Blütenhüllblätter unterscheidet.

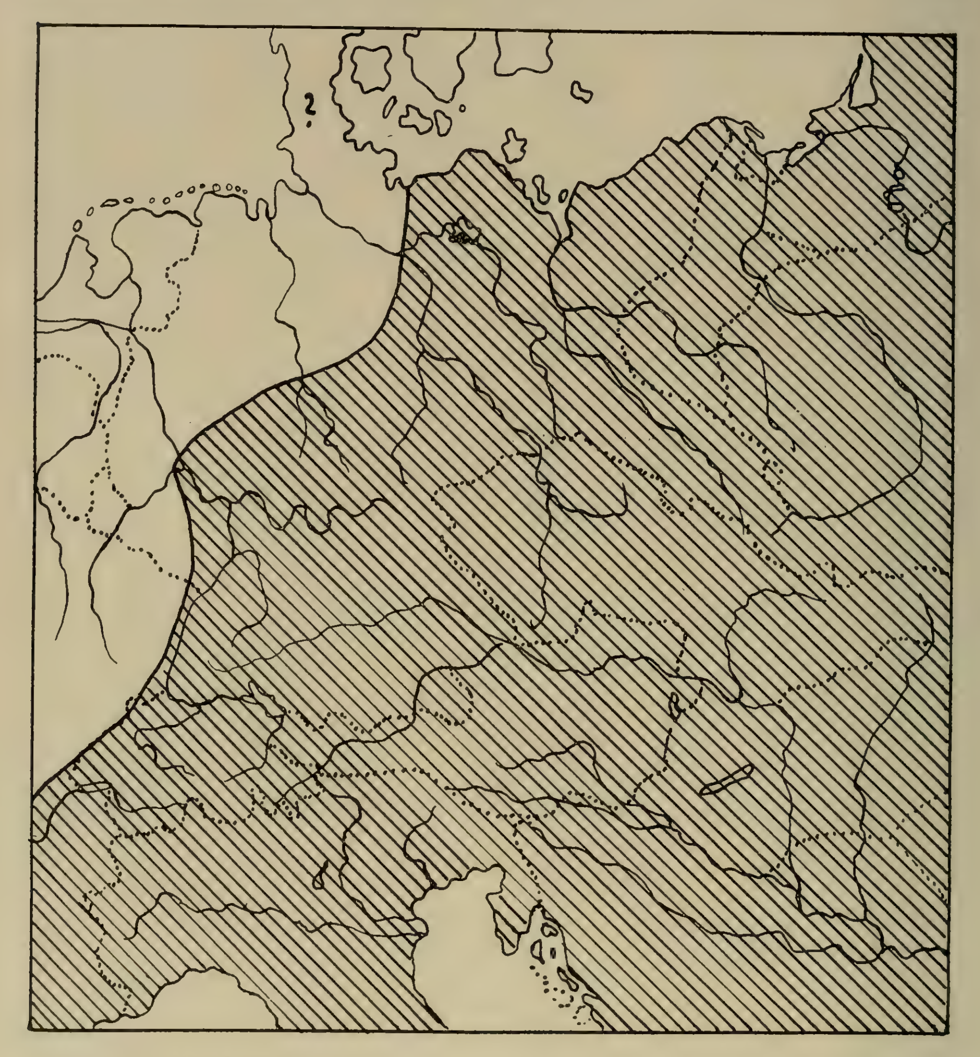


Fig. 644. *Iris sibirica*, Verbreitung. (Nach Angaben Ascherson-Graebners.)

In vertikaler Hinsicht verhält sich *I. sibirica* ähnlich wie *I. Pseudacorus*; wenn sie auch in Tirol vereinzelt bis 1300 m s. m. aufsteigt, so tritt sie im allgemeinen doch hauptsächlich in der Ebene in niederen, warmen Lagen auf, in Nordostdeutschland z. B. nur im Alluvium, in Steiermark in den Talstufen, und wird daher vielfach, wie von Hayek (67) als xerothermes Relikt aus der Interglazialzeit betrachtet.

Nach Hegi[1]) tritt *I. sibirica* als häufiger Begleiter des Röhrichts im Phragmitetum auf. Ich konnte jedoch keine weitere derartige Angabe finden, außer bei

[1]) Hegi, Fl. v. Mitteleuropa II, S. 296.

Himmelbauer und Stumme (80), die *Iris sibirica* als gelegentlichen Bestandteil der Sumpfwiesenformation des Gebietes von Retz und Znaim anführen, als deren wesentliche Arten außer *Equisetum palustre*, *Triglochin palustris*, *Phalaris arundinacea*, *Alopecurus pratensis*, *A. geniculatus*, *A. aequalis*, *Deschampsia caespitosa*, *Poa trivialis*, *Glyceria fluitans* und *G. plicata*, *Scirpus silvaticus*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex Goodenoughii*, *C. vesicaria*, *C. gracilis*, *C. flacca*, *C. panicea*, *C. hirta*, *C. distans* und *C. acutiformis*, ferner *Juncus glaucus*, *J. effusus*, *J. conglomeratus*, *J. compressus*, *J. bufonius* und *J. articulatus* auch *Phragmites communis* gehört. Es frägt sich, ob diese Formation demnach nicht eher als ein *Caricetum* zu bezeichnen wäre, statt als *Phragmitetum*. Dafür sprechen vor allem auch die dikotylen Begleiter: *Rumex conglomeratus*, *R. crispus*, *R. obtusifolius*, *Lychnis flos cuculi* (die gewiß nicht im *Phragmitetum* auftritt), *Stellaria aquatica*, *St. graminea*, *Caltha palustris*, *Ranunculus Flammula*, *R. auricomus*, *R. repens*, *R. sceleratus*, *R. Ficaria*, *Cardamine amara*, *C. pratensis*, *Potentilla anserina*, *P. erecta*, *P. reptans*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium hybridum*, *Lythrum Salicaria*, *Epilobium parviflorum*, *E. roseum*, *Lysimachia vulgaris*, *Symphytum officinale*, *Myosotis scorpioides*, *Scutellaria galericulata*, *Stachys palustris*, *Lycopus europaeus*, *Mentha verticillata*, *M. arvensis* (!), *M. palustris*, *M. longifolia*, *Scrophularia alata*, *Veronica scutellata*, *V. Anagallis*, *V. Beccabunga*, *Odontites verna*, *O. rubra*, *Galium palustre*, *G. boreale*, *G. uliginosum*, *Tussilago Farfara*, *Cirsium canum*. Auf ähnliche Bestandestypen ist wohl auch die Angabe von Paul[1]) zu beziehen, der zufolge *I. sibirica* am Chiemsee auch in der Verlandungszone vorkommt; sie läßt, wenn auch über die Begleitflora keine näheren Mitteilungen gemacht werden, immerhin auf einen höheren Grad von Nässe schließen, als sie durchschnittlich an den Standorten der Pflanze angetroffen wird.

Zweifellos sind auch Moorwiesen und Sumpfwiesen ein von ihr bevorzugter Standort, doch scheint es mir, daß die Überschreitung eines gewissen Feuchtigkeitsgrades ihr Vorkommen ausschließe. So fand ich die sibirische Schwertlilie in der Oststeiermark zwar an recht verschiedenartigen Standorten, niemals jedoch unmittelbar an Wassergräben. Auf den Auwiesen der Ritschein bei Loipersdorf nächst Fürstenfeld fand ich sie nur an Stellen, an denen *Cirsium rivulare* höchstens vereinzelt auftrat. Wo die Wiese so feucht wurde, daß *Cirsium rivulare* zur tonangebenden Charakterpflanze wurde, fehlte die Schwertlilie. Besonders reiche Bestände, in denen *Iris* aber doch niemals die tonangebende Pflanze abgab, waren dort vergesellschaftet mit Arten, die eher auf Trockenheit, denn auf Nässe des Bodens schließen ließen, wie u. a. *Holcus lanatus*, *Briza media*, *Nardus stricta* (!), *Lychnis flos cuculi*, *Ranunculus acer*, *Trifolium pratense*, *T. dubium*, *Sanguisorba minor* und besonders *Chrysanthemum leucanthemum*. Die Wiese machte einen durchaus mesophilen Eindruck. Stellenweise fand ich sogar *Sedum acre*, in dessen unmittelbarer Nähe ich eine stengellose Form der *I. sibirica* fand. Da eine längere Hitze- und Trockenperiode vorausgegangen war, konnte ich nicht feststellen, ob die Härte und Trockenheit des Bodens zu anderer Zeit sumpfigen Charakter annimmt, was bei der Unterlage — tertiärer Lehm — möglich wäre. Auch in der Ebene zwischen Feistritz und Lafnitz bei Fürstenfeld traf ich gerade solche Standortsverhältnisse häufig an. Seltener kam sie dort in Begleitung von *Carices* vor und nur ein einziges Mal fand ich sie in einer nassen Mulde, wo die Begleitvegetation ständig auf hohe Nässe schließen ließ.

Mit diesen Beobachtungen aus der Oststeiermark stimmen auch die (brieflichen) Angaben Bojko's über die Standortsverhältnisse von *I. spuria* und *I. sibirica* im nordöstlichen Neusiedlerseegebiet überein. Bojko fand, daß im allgemeinen die ökologischen Verhältnisse der beiden Arten einander ähnlich sind, *I. sibirica* jedoch die nasseren Mulden zu meiden scheint und die höheren Stellen

---

[1]) Paul, H. Die Moorpflanzen Bayerns, Ber. d. Bayer. Bot. Gesellsch. XII (1910) S. 197.

bevorzugt, an denen der Grundwasserspiegel zur Blütezeit etwa 30 bis 50 *cm* unter der Oberfläche liegt. Ende März bis Anfang April ist der Grundwasserspiegel höher und erreicht fast die Oberfläche der tieferen Lagen.

Die Angaben von Himmelbauer und Stumme (80) decken sich auch mit anderen, denen zufolge *I. sibirica* im *Parvocaricetum* der Flachmoore gerne in Begleitung von *Dianthus superbus*, *Schoenus ferrugineus* und *Sch. nigricans*, *Inula salicina*, *Laserpitium prutenicum*, *Silaus pratensis*, *Succisa pratensis* (auch ein häufiger Begleiter bei Fürstenfeld), *Cirsium palustre*, *Centaurea Jacea*, *Primula farinosa*, *Sanguisorba officinalis* usw. auftritt. Auch Hayek[1]) berichtet aus Zentralböhmen, Mähren und dem nordwestlichen Niederösterreich das Auftreten in Wiesenmooren mit *Carex Davalliana*, *C. pulicaris*, *C. panicea*, *C. vesicaria* und *C. rostrata*, begleitet noch von *Orchis latifolia*, *Lychnis flos cuculi*, *Peucedanum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Centaurium pulchellum*, *Parnassia palustris*, *Senecio aquaticus* u. a. m., und ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in Galizien, der Bukowina und in den Karpathen.

Auch nicht moorige Wiesen werden oft besiedelt wie die oben genannten in der Oststeiermark. Zum Beispiel sind die Ausläufer des Lausitzer Gebirges zwischen Böhmisch-Leipa und Niemes reich an Wiesen. auf denen *I. sibirica* mit *Orchis ustulata*, *Dianthus silvaticus*, *Arnica montana* und *Cirsium heterophyllum* auftritt; ähnlich im niederen mährischen Gesenke mit *Veratrum Lobelianum*, *Orchis mascula*, *Polygonum Bistorta*, *Senecio rivularis* und *Cirsium heterophyllum*.

Endlich wäre das Vorkommen im *Molinietum* mit *Molinia coerulea*, *Cyperus fuscus*, *Juncus atratus*, *Allium angulosum*, *Euphorbia lucida* und *palustris*, *Thalictrum galioides*, *Eryngium planum*, *Silaus pratensis*, *Gentiana Pneumonanthe*, *Armeria elongata* und *Inula salicina*, zum Beispiel bei Lundenburg zu erwähnen. Auch in der oberbayerischen Hochebene ist *I. sibirica* nach Paul vorzugsweise ein Bewohner des Flachmoor-Molinietums; so nennt er sie z. B. (a. a. O. S. 146) unter den akzessorischen Arten dieser Assoziation im Dachauermoos neben *Calamagrostis varia*, *Deschampsia caespitosa*, *Koeleria cristata*, *Allium suaveolens*, *A. carinatum*, *Gladiolus paluster*, *Thalictrum galioides*, *Potentilla Tormentilla*, *Sanguisorba officinalis*, *Lotus corniculatus*, *Viola pumila*, *Laserpitium prutenicum*, *Brunella grandiflora*, *Thymus Serpyllum*, *Galium Mollugo*, *Valeriana officinalis*, *Scabiosa Columbaria*, *Buphthalmum salicifolium*, *Cirsium bulbosum* und *C. rivulare*. Gleichfalls dem Dachauermoos gehört ein durch Vorherrschaft von *Brachypodium pinnatum* ausgezeichneter Bestand an (a. a. O. S. 149), in welchem *I. sibirica* zusammen mit *Molinia coerulea*, *Phragmites communis*, *Allium carinatum*, *A. suaveolens*, *Laserpitium prutenicum*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Betonica officinalis*, *Centaurea Jacea*, *Serratula tinctoria* u. a. m. wächst.

Schließlich ist noch ihr Auftreten am Rande lichter Gehölze zu erwähnen. Weiter ins Innere eines noch so lichten Bestandes sah ich die Schwertlilie in der Oststeiermark niemals eindringen. Der Stand am Rande eines, einer *Iris*-Wiese anschließenden Gehölzes scheint jedoch für ihre Entwicklung günstig zu sein, obwohl sie auch dort seltener anzutreffen ist. Denn während ich auf den Wiesen niemals eine dichte Horstbildung feststellen konnte, und die Blütenstengel nur 1—3 Blüten bei etwa 35 bis 40 cm Höhe hervorbrachten, fand ich an Waldrändern stets sehr hohe, vielblütige Exemplare, die oft dichte buschige Horste ausbildeten. Diesen Waldrandstandorten dürften auch die von Döll (l. c.) angeführten Standorte in einer Ackerhecke bei Knielingen gleichwertig sein, die wohl als letzte Zufluchtstätte nach der Urbarmachung des Bodens besiedelt wurden. Dichten Unterwuchs der Auwälder, wie auch deren tieferen Schatten meidet sie — wenigstens in der Oststeiermark.

---

[1]) Hayek, Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns, I. Wien 1916.

Auch im nordostdeutschen Flachlande ist das standörtliche Verhalten von *I. sibirica* ein mit dem aus den vorstehenden Schilderungen sich ergebenden Bild im wesentlichen übereinstimmendes. Die hier zu den seltenen Erscheinungen gehörige Pflanze pflegt nach den Beobachtungen von Wangerin (briefl. Mitt.) im allgemeinen an ihren Standplätzen nicht in größerer Menge, sondern nur in vereinzelten Horsten eingestreut vorzukommen, und sie bevorzugt in der Regel lichte bis höchstens mäßig schattige Wiesengebüsche. So fand sie der genannte Autor in den zur Tucheler Heide gehörigen Forstrevieren Warlubien, Bülowsheide, Osche und Hagen im Kreise Schwetz der früheren Provinz Westpreußen mehrfach in lichtem Erlen- oder häufiger noch Birkengesträuch am Rande von teils ziemlich trockenen, teils auch stärker sumpfigen Flachmoorwiesen und Bruchwäldern, wobei die Pflanze sowohl die dauernd nassen Stellen wie auch den tieferen Schatten sichtlich meidet; auch im Forstrevier Schorellen im ostpreußischen Kreise Pillkallen wächst sie an mäßig feuchten, buschigen Wald- und Wiesenrändern, und auch auf den Wiesen an der Piasnitz an der Grenze von Westpreußen und Hinterpommern, einem der wenigen nordostdeutschen Standorte, an denen *I. sibirica* in größerer Individuenzahl auftritt, bevorzugt sie unverkennbar die hier besonders auch von *Myrica Gale* und *Rhamnus Frangula* gebildeten Gebüschränder der eingestreuten Waldinseln, begleitet u. a. von *Carex Hornschuchiana*, dem hier ebenfalls auffallend zahlreichen *Gladiolus imbricatus*, *Dianthus superbus*, *Laserpitium prutenicum*, *Selinum Carvifolia*, *Succisa pratensis* u. a. m. Immerhin tritt auch im deutschen Nordosten *I. sibirica* gelegentlich auch auf offenen Wiesenflächen auf; das ist z. B. der Fall bei Beydritten nordwestlich von Königsberg, wo sie auf wiederum nur mäßig feuchter Flachmoorwiese wächst und ebenfalls von *Gladiolus imbricatus* und *Carex Hornschuchiana* begleitet wird. (40, 46, 67, 80, Wangerin, B.)

Nach Dykes (46) verlangt *I. sibirica* wie ihre Verwandten einen humusreichen Boden, weil dieser stets einen gewissen Feuchtigkeitsgrad im Boden erhält. Bemerkenswert sind Beobachtungen aus dem Botanischen Garten Graz, daß *I. sibirica* selbst am Alpinum vorzüglich gedeiht, sofern man ihr nur den Raum frei hält. Gegen Bedrängung durch dichten Pflanzenwuchs scheint sie überhaupt empfindlich zu sein, indem sie in solch bedrängter Lage oft viele Jahre nicht zur Blüte kommt.

Die **Keimung** wurde bereits im allgemeinen Teil hinreichend besprochen. Sie erfolgt bei Aussaat im September oder Oktober im nächsten Frühjahr. Kultivierte Sämlinge sollen, sobald sie 4—5 Blätter entwickeln, auf ihren definitiven Standort gepflanzt werden, wo sie bereits im nächsten Jahre reichlich zu blühen pflegen (Dykes, 46).

Das **Wurzelwerk** hat etwas Ähnlichkeit mit dem von *I. Pseudacorus*. Wie bei dieser Art, treten auch bei *I. sibirica* sowohl Zugwurzeln als auch Nährwurzeln auf, wobei aber die Zugwurzeln und Nährwurzeln vorwiegend der Unterseite entspringen. Die Verzweigung der überaus dünnen Nährwurzeln ist gewöhnlich schon nahe der Basis eine viel stärkere als bei den Zugwurzeln, wobei aber die Seitenwurzeln ebenfalls sehr dünn und kurz bleiben, sich aber, wie auch die weiter unten stehenden Seitenwurzeln der Zugwurzel noch weiter verzweigen. Die kontraktile Zone der relativ dicken Zugwurzeln scheint eine Länge von 5 cm nie zu überschreiten. Im Gegensatz zur gelben Schwertlilie mit ihrer ungeheuer dichten Bewurzelung, ist die Zahl der jährlich ausgebildeten Nährwurzeln sowohl, als auch der Zugwurzeln auffallend gering; dafür sind beide Typen bis zur Ursprungsstelle mit einem überaus dichten Wurzelhaarfilz bekleidet, woraus hervorgeht, daß auch die Zugwurzeln ihrer ganzen Länge nach der Ernährung dienen. Der Zentralstrang ist ungemein zähe und bleibt infolgedessen auch nach dem Verfall der Wurzelrinde noch lange erhalten. (B.)

Die jungen Wurzeln sprießen unmittelbar nach der Blütezeit aus dem vordersten Teil des Rhizoms. Alte Pflanzen müssen in Kultur darum im Spätsommer oder

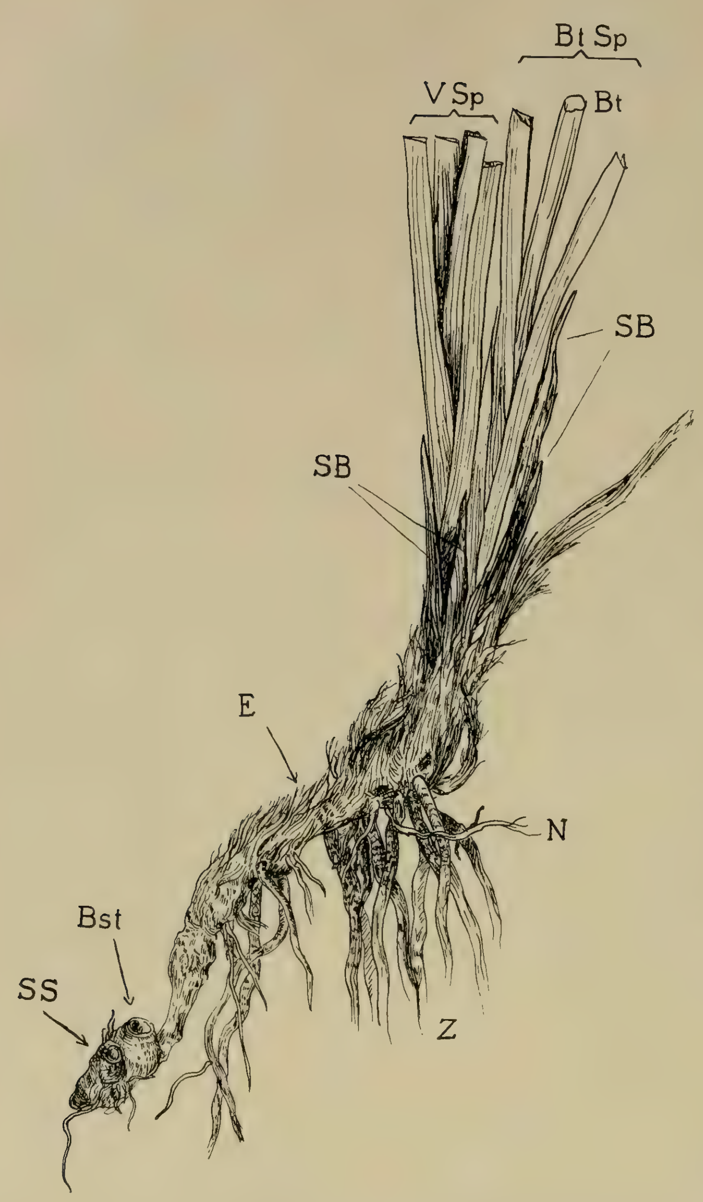


Fig. 645. *Iris sibirica.* Rhizom zwischen zwei Blüteperioden: Bst Narbe vom einstigen Blütenschaft. SS Abbruchstelle eines zweiten Seitentriebes vom letzten Blütenjahrgang. E verlängerte Einschnürung des Wurzelstockes mit darauffolgender Verdickung zum blühenden Ende mit blühendem Endsproß (Bt Sp) und einem Vermehrungssproß (V Sp). SB Scheidenblätter. Bt Schaft. Z Zugwurzeln. N Nährwurzeln (Original B.).

früh im Herbst verpflanzt werden, bevor die Wurzeln noch eine größere Länge erreicht haben. (46.)

Der **Wurzelstock** ist meist ziemlich dünn, höchstens etwa 1 cm stark, in seinem vorderen Teil überaus reichlich von den anfänglich noch zusammenhängenden, aber bald, wie bei *I. Pseudacorus*, in ein Gewirre von Fasern aufgelösten Blattresten dicht umhüllt. Diese sind aber nicht straff wie bei *I. Pseudacorus*, sondern dünn und kraus, daß sie oft an Kokosfasern erinnern. Soweit diese Faserreste reichen, sind auch die Reste der frühzeitig absterbenden Wurzeln noch erhalten. Ältere Rhizomteile sind nur mehr mit wenigen kurzen Fasern besetzt und zeigen deutlich die Reste der Wurzelinsertionen. Die Blattnarben stehen sehr dicht und sind weitaus weniger deutlich zu erkennen als bei *I. Pseudacorus.* Sie verlaufen in der Seitenansicht von vorne unten nach rückwärts und oben, also schräg. Die Gliederung in Jahresabteilungen ist nicht sehr deutlich zu erkennen. Mitunter tritt jedoch stellenweise eine plötzliche starke Einschnürung und gleichzeitige Internodienstreckung auf, die geradezu an die Stolonen der *I. arenaria* erinnert. Dagegen ist ein blühfähiges Rhizomende dicker, fast knollig aufgetrieben. An allen

dickeren Teilen des Wurzelstockes steht beiderseits je eine Seitenknospe, die jedoch anscheinend selten zur Entwicklung kommt (139). Der ganze, bereits nackte Teil des Wurzelstockes ist dunkelbraun, wie gegerbt, zäh und holzig (Fig. 645).

An besonders günstigen Standorten kommt es jedoch selten zur Ausbildung lang gestreckter, unverzweigter Rhizome wie das oben abgebildete aus einer feuchten Wiese in Oststeiermark, welches anscheinend bereits mehrere Jahre nicht zum Blühen gelangte, offenbar, da es in zu dichtem Rasen stand. Denn wie bei allen *Iris* steht der Blütenschaft terminal, weshalb jedesmal bei Entwicklung eines Blütenstandes eine Verzweigung der Grundachse eintreten muß. Überdies kommt es aber selbst dann, wenn die Pflanze nicht blüht, häufig zur Ausbildung von Seitentrieben. Infolgedessen bildet *I. sibirica* oft buschige dichte Horste, wie ich sie in der Oststeiermark namentlich an Waldrändern beobachten konnte, während sie hier sonst nur kleine, niedere Rasen bildet.

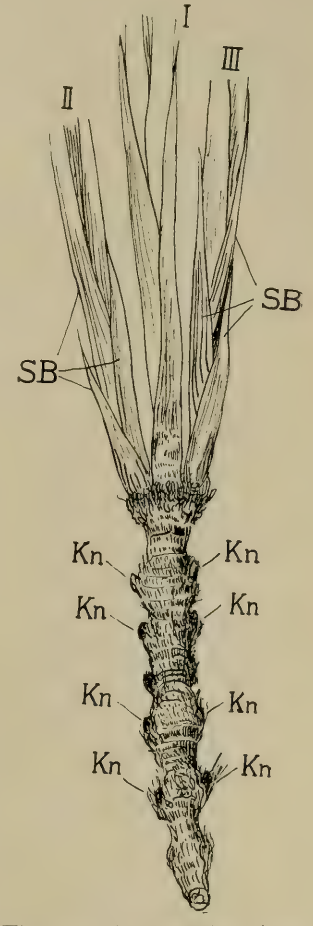


Fig. 646. *Iris sibirica.* Altes Rhizomende nach Entfernen der Faserreste von oben gesehen. I Haupttrieb, II, III Seitensprosse. An jeder verdickten Stelle beiderseits eine nicht zur Entwicklung gelangte Knospe (Kn), Scheidenblätter (SB) der Seitensprosse symmetrisch angeordnet.

Die Varietät II. *erirrhiza* A. u. G. (*Iris erirrhiza* Posp.) aus dem Küstenlande unterscheidet sich von der Stammart besonders durch den Wurzelstock, dessen Verzweigungen einen ähnlich, wie bei der typischen *I. sibirica*, von bräunlichem, schuppigen und sich ringelnden Blattresten umgebenen, aber armdicken Strang bilden.

Die **Grundblätter** sind schmal linealisch, wie bei allen heimischen *Iris*-Arten reitend. Jeder Jahrgang beginnt mit einer Anzahl von spreitenlosen Scheidenblättern, deren äußerste nur wenige Zentimeter lang und zur Blütezeit bereits vollkommen abgestorben sind. Die unteren nähern sich im Aufbau und der Länge schon den typischen Laubblättern. Diese sind bedeutend kürzer als der Stengel, selbst dann, wenn dieser, wie an schwächeren Exemplaren, nur ein- oder zweiblütig ist, so daß sie vom Blütenstand gewöhnlich weit überragt werden. Ihre geringe Breite von 2—6 mm — selten mehr — bedingt den grasartigen Charakter. Beide Seiten sind wachsbereift und daher hell bläulich-grün. Bei höheren Exemplaren, die dann auch längere Grundblätter besitzen, tritt häufig eine schraubenförmige Drehung des Blattes auf. Diese wurde von Seybold (142) genauer untersucht. Seybold fand, daß die Schraubenform der Blätter durch Kombination zweier, aufeinander senkrecht stehenden Asymmetrieen des Blattes hervorgehen. Eine einzelne derartige Wachstumsasymmetrie würde eine einfache Sichelform hervorrufen. Eine Krümmung, die zu dieser ersten senkrecht steht, wandelt sie in die Schraubenform um. Am Querschnitt durch einen Sproß (Fig. 647) erkennt man die +-Seiten der beiden Krümmungen. Die +-Seite der einen Asymmetrie liegt links (L), die der an-

deren vorne (V). Jede Asymmetrie kann allein auftreten und für sich eine Krümmung herbeiführen. Wenn beide jedoch zusammentreten, so wird die hierdurch entstehende Spannung nur in eine Schraube ausgeglichen. Seybold ist entschieden der Ansicht, daß der Schraubenform keine teleologische Bedeutung zukomme, d. h. daß sie nicht der Festigung diene, sondern daß es sich um eine, durch ungleichmäßige Ernährung der beiden Blatthälften hervorgerufene Asymmetrie handle. Er leitet diesen Gedanken einesteils daraus ab, daß z. B. bei der Iridacee *Dicrama pulcherrima*, deren Blätter oft achtmal um 180° gedreht sind, auch vollkommen gerade Blätter gleicher und größerer Länge ohne Drehung die gleiche Biegungsfestigkeit aufweisen. Anderseits findet er Bestätigung seiner Ansicht darin, daß er bei *Iris sibirica* wiederholt beobachtete, daß die +-Seite dem Rhizom näher lag als die —-Seite (142, B.).

Der **Stengel** ist, wie oben erwähnt, die terminale Verlängerung des Wurzelstockes. Er erhebt sich zu einer Höhe — einschließlich der Blüten — von 35—90 cm, kann aber auch unter günstigsten Lebensverhältnissen bis 120 cm hoch werden. In den Auen der Ritschein bei Loipersdorf (Oststeiermark) fand ich aber auch eine sonderbare Zwergform (*forma acaulis*)[1]), deren Stengel insgesamt nur 2—6 cm hoch wurde. Von der Basis aus nahm er gegen den Fruchtknoten der endständigen — einzigen — Blüte rasch an Dicke zu. Hochblätter waren bei dieser Form nicht ausgebildet, die Blüten etwas kleiner, aber dafür dunkler als bei den typischen Exemplaren der gleichen Wiese.

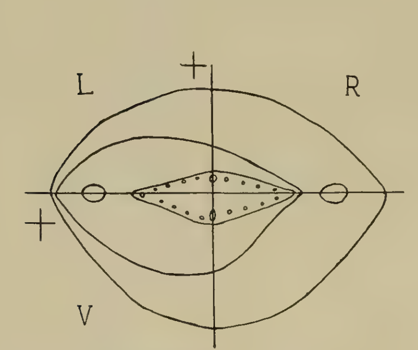


Fig. 647. *Iris sibirica.* Asymmetrie im Wachstum der Blätter bei schraubenförmiger Blattdrehung. (Nach Seybold.)

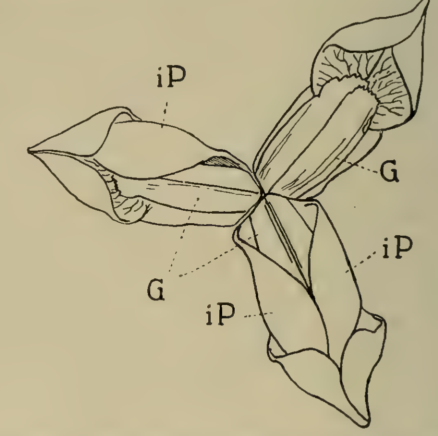


Fig. 648. *Iris sibirica.* Entfaltung der Blüte von oben gesehen. G Griffeläste, i P Standarten, noch um die Griffeläste geschlagen. (Orig. B.)

Bei typischen Exemplaren ist der hohle Stengel sehr schlank, stielrund oder etwas abgeplattet und verzweigt sich erst hoch über dem Grundblattbüschel, aus den Achseln von lanzettlichen Stengelblättern. Diese Verzweigungen können aber bei sehr armblütigen Exemplaren auch gänzlich fortfallen. Für gewöhnlich ist der Stengel nur 1—3blütig, unter günstigeren Verhältnissen — solche fand ich namentlich am Rande von Gehölzen — kann aber die Zahl der Blüten auch viel größer werden. Die Verzweigungen und Blütenstiele sind sehr lang. Die Blütenstiele entspringen aus einer zweiblätterigen Spatha, deren Blätter, wie die Hochblätter, lanzettlich, zur Blütezeit jedoch bereits braun und vertrocknet sind. Durch die Röhrenform, in Verbindung mit starker Ausbildung der mechanischen Ele-

[1]) *Forma acaulis* scapo spathibusque abortis pedicellis ex axillibus foliorum basaliarum orientibus, floribus paullo minoribus.

mente ist Stengel wie Blütenstiel — letzterer jedoch erst nach der Anthese — sehr starr und elastisch (B.).

Blüte. Bei der Entwicklung der Blüte von *I. sibirica* ist es eine höchst bemerkenswerte Erscheinung, daß die äußeren Perigonabschnitte den inneren weit in der Entwicklung voraneilen. Zu einem Zeitpunkt, da die äußeren Abschnitte bereits sehr ansehnlich sind und die Blütenknospe in kontorter Ästivation umhüllen, sind die inneren noch als ganz kurze Stummeln im Innern der Knospe verborgen (Troll, 150.) In diesem Stadium in der Fortentwicklung gehemmte Blüten ergeben dann Verhältnisse, wie sie bei *I. Pseudacorus* normal sind. In der Regel wachsen die Standarten jedoch später sehr rasch heran und gleichen so die Differenz in der Entwicklung bald aus. Dabei umgreifen sie in der Knospenlage die Ränder des Griffelschenkels, jedoch nicht regelmäßig, so daß beim Aufblühen oft ein Schenkel ganz frei wird, während ein anderer noch an zwei Seiten von zwei inneren Perigonabschnitten umfaßt wird. Beim Aufblühen wickeln sich zunächst die äußeren Perigonabschnitte aus ihrer gedrehten Knospenlage auf. Hiedurch werden die in federnder Spannung gehaltenen Griffeläste befreit und legen sich mit rascher Bewegung in ihre normale Lage auseinander. In diesem Stadium sind die inneren Perigonabschnitte aber noch um die Ränder der Griffelschenkel gelegt und werden dadurch zunächst mitgezogen und infolgedessen auseinander gefaltet. Da die Endlappen der Lippenblätter noch nicht herabgebogen sind, sondern zunächst noch mit ihrem Nagel in einer Richtung liegen, und ihre Seitenränder noch nach oben rollen, hüllen sie noch die Spitzen der Standarten ein (Fig. 648), so daß diese noch in ihrer Befreiung behindert sind. Erst nach längerem Verweilen in dieser Lage rollt sich der Seitenrand eines Endlappens nach dem anderen auf und der Endlappen legt sich in einer 1—3 Sekunden dauernden Bewegung nach unten. Die auf diese Art freigewordenen Standarten richten sich auf und die Griffeläste wenden sich noch ein wenig tiefer. Der ganze Aufblühvorgang spielt sich gewöhnlich in etwa ¼ Stunde ab. Schon im Aufblühen, oder kurz darauf, springen die Antheren auf, während die Narbenlappen noch den Endlappen der Griffeläste dicht angepreßt bleiben. Nach Dykes (46) ist es oft schwer, eine Anthere, ohne Pollen zu verlieren, aus der Blüte herauszubekommen (B.).

Die Hauptfarbe der fein duftenden (Loew, 119) Blüten ist im allgemeinen ein zartes lavendelblau. Die Farbe variiert jedoch, wie auch die Form der Blüte, Höhe und Wuchs, in ziemlicher Breite. Die Färbung kann, gleichbleibend im Ton, dunkler oder heller sein, oder der Farbton kann auch mehr ins violette schlagen, endlich kommen aber auch weiße Formen, wenn auch selten, vor. In allen Fällen ist die Färbung der einzelnen Blütenteile durch dunklere Adern und Schatten, wie durch helle bis weiße oder anders gefärbte Zeichnungen vom Hauptton verschieden.

In der Form variiert die Blüte von einer schlanken, mit schmäleren, längeren Perigonabschnitten und besonders langem Nagel der Standarten, die ich, namentlich an vielblütigen Exemplaren, beobachtete (Fig. 649), bis zu einer mehr gedrungenen Form mit kürzerem Nagel und infolgedessen kürzeren und zugleich breiteren Standarten. Die letztere Blütenform, bei der auch der Griffelschenkel dichter der Lippe angepreßt ist (Fig. 652), beobachtete ich, besonders an armblütigen Exemplaren auf offenen Wiesen in der Oststeiermark. Von den vielen Gartenformen, mit oft gekräuselten Standarten wollen wir absehen, da diese häufig bastardiert sind.

Die auf dem dreikantigen, hellgrünen, stumpf-dreikantigen, etwa 13 mm langen und 4 mm dicken Fruchtknoten aufsitzende Perigonröhre ist nur kurz, meist 4 bis 5,5 mm weit und bis 7 mm lang und ähnlich dem Fruchtknoten grünlich gefärbt. Sie sondert im Innern reichlich Nektar aus (Gärtner, **51** und Kurr, **107**). Nach oben erweitert sie sich becherartig und teilt sich in die sechs Perigonabschnitte. Der verwachsene Teil wird jedoch durch den engen Zusammenschluß der basalen

Teile der Perigonabschnitte noch bedeutend verlängert. An der Basis besitzen die äußeren Abschnitte beiderseits je eine schmal-dreieckige Flügelleiste, die auf weißer Grundfarbe blaue, unregelmäßige Flecken besitzt. Diese Flügelleisten schließen sich dicht an den basalen Teil des Nagels der Standarte an und zwar so, daß das Ende der Leiste an einen Zahn, der beiderseits aus dem Nagel der Standarte vorspringt, dicht anschließt. (Fig. 650.)

Im übrigen gliedert sich das äußere Perigonblatt in einen kräftigen, bogenförmig nach oben und außen gewendeten Nagel, der durch starke Aufbiegung der Ränder eine nach oben offene Rinne bildet, und in einen zarten breiten Endlappen, der, nach abwärts gewendet, nur durch einen stärkeren, bis etwas über seine halbe Länge reichenden Mittelstreifen versteift wird. Seine durchschnittliche Gesamtlänge beträgt 46 mm, davon entfallen auf den Nagel 18 mm. Im genagelten Teil ist die Lippe etwa 8 mm, der Endlappen 24 mm breit. Alle diese Werte sind bloß angenähert und beträchtlichen Schwankungen unterworfen. (Kirchner, Mskr.)

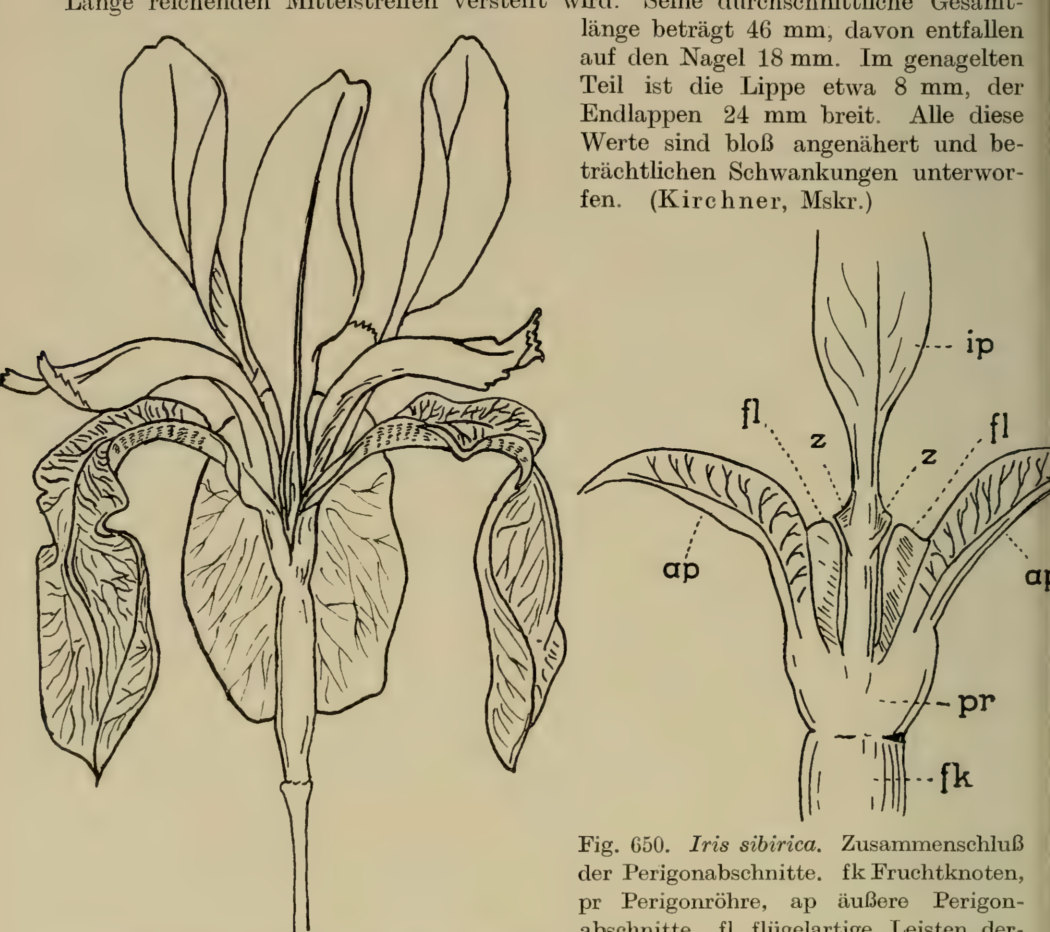


Fig. 649. *Iris sibirica*, Blüte einer schlankblättrigen Form mit großem Abstand der Griffelschenkel. (Original B.)

Fig. 650. *Iris sibirica*. Zusammenschluß der Perigonabschnitte. fk Fruchtknoten, pr Perigonröhre, ap äußere Perigonabschnitte, fl flügelartige Leisten derselben, ip innere Perigonabschnitte, z zahnartiger Vorsprung ihres Nagels. (Nach einer Skizze in Kirchners Mskr.)

Als Unterlippe eines Rachenblütenapparates besitzen die äußeren Perigonblätter eine sehr ausgeprägte Saftmalzeichnung und weichen infolgedessen am stärksten von der Allgemeinfarbe der Blüte ab. Die Verteilung der Farbstoffe in den Zellen wurde von Paasche (108) ausführlich studiert. In der Region des Nagels ist die Mittelnervregion der Ober-(Innen-)Seite weiß. Darauf verlaufen

blaugefärbte Längsnerven, zwischen denen sich gleichfalls blaue Flecken befinden; diese grenzen jedoch nicht an die blaue Nervatur, sondern sind von dieser durch weiße Grenzlinien getrennt. Die aufgebogenen Randpartien des Nagels haben eine gelbe Grundfarbe. Genau längs der bogenförmig dem Rande zu verlaufenden Seitennerven erstrecken sich rotbraune zusammenhängende Fleckenreihen. Ebenso finden sich auf den zwischen den Nervaturstreifen liegenden gelben Arealen noch unregelmäßig verteilte Flecken von gleichfalls rotbrauner Farbe. Diese sind entweder groß und unregelmäßig verzweigt, oder aber zahlreiche kleinere Flecken gehen ineinander über. Die weiße Farbe der Mittelnervregion erstreckt sich noch mehr oder weniger weit auf den Endlappen der Lippe. In der Oststeiermark fand ich fast stets den ganzen Endlappen weiß — abgesehen von der blauen Zeichnung. Den von Paasche besprochenen Fall, daß die weiße Fläche sich nur etwas auf die verbreiterte Endfläche erstreckt und dann in ein diffuses Blau übergeht, konnte ich nur weit seltener beobachten. In den von Paasche untersuchten Fällen wird der Endlappen am Saume dann wieder schwach blau, fast farblos. Die von mir untersuchten Blüten mit ganz weißer Grundfarbe des Endlappens hatten stets einen breiten blauen Streifen längs der Mittelrippe, der sich gegen die Blattspitze verschwommen verbreiterte. Außerdem war die ganze Fläche von einem reichlich verzweigten, längs der Nerven verlaufenden heller oder dunkler blauen Adernetz gezeichnet. Der Farbton der Adern ist stets ziemlich genau der gleiche, wie die Grundfarbe der übrigen Blütenteile. Die Außenseite ist ebenso gefärbt wie die Oberseite. Im unteren Teil des Nagels ist die Mittelnervregion jedoch anfangs grün, so wie der verwachsene Teil, und wird erst allmählich weiß. Die Flecken zwischen den längs verlaufenden Nerven sind viel zahlreicher, als auf der Innenseite. Die blauen Flecken bestehen aus Gruppen blau gefärbter Epidermiszellen. In der Mitte der Gruppe liegen 1—3 rote bis rotviolette Zellen, neben denen sich häufig Spaltöffnungen befinden. Die an diese roten Zellen anschließenden sind besonders intensiv blau gefärbt. Außerdem findet man vereinzelte Zellen mit farblosem Inhalt und blauen Tropfen und auch rote Zellen mit blauen Tropfen. Anthocyan befindet sich in den Zellen der inneren wie äußeren Epidermis. Auf Querschnitten stellte Paasche einen allmählichen Übergang von blau zu rot von der Mitte nach dem Rande zu fest. In den ersten Schichten unter der äußeren Epidermis kann Chlorophyll vorkommen. Die gelbe Grundfarbe der Randzonen des Nagels kommt durch gelbe Chromatophoren zustande, die sich in den Zellen der inneren und äußeren hypodermalen Schichten befinden. Die rötlichbraunen Flecken dieser Randzonen bestehen aus einer verschieden großen Anzahl gefärbter Epidermiszellen. Innerhalb der Flecken sind die zentralen Zellen intensiver gefärbt als die randlichen. Unter den Flecken liegen kleine, querverlaufende Bündel, welche die längsverlaufenden Nerven der Mittelnervregion und die verästelten Nerven der Randzone verbinden. Gerbstoff[1]) fand Paasche nur sehr wenig und sehr diffus. Nur in den Zellen über den Gefäßbündeln war etwas mehr vorhanden.

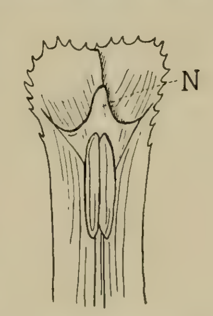


Fig. 651. *Iris sibirica.* Griffelast und Staubblatt i. männlichen Stadium. N die noch aufgeklappte Narbe. (Nach einer Skizze in Loews Mskr.)

Die Standarten (innere Perigonabschnitte) erheben sich aus einem dicken, parallelkantigen Nagel, der die beiden oben erwähnten Zähne trägt. Die Lamina ist länglich bis langgestreckt eiförmig, häufig an der Spitze etwas eingekerbt oder ausgerandet; mit Ausnahme des basalen Teiles des Nagels, welcher grün gefärbt ist, zeigen sie die

[1]) Als Gerbstoff bezeichnet Paasche alles, was mit Kaliumbichromat einen braunen Niederschlag ergibt.

Hauptfarbe der ganzen Blüte; die Mittelnervregion ist dabei etwas tiefer im Farbton und wird allmählich gegen den Rand zu heller. Innerhalb weiter Grenzen variierend ist die Gesamtlänge der Standarten rund 44 mm, von denen 10 mm auf den Nagel fallen. Die Platte ist etwa 17 mm breit (Maße nach Exemplaren aus dem Bredower Forst, Kirchner, Manuskript).

Die Griffeläste oder, wie sie auch genannt werden, Griffelblätter, entspringen aus dem kurzen Griffel in der Höhe der Staubblattinsertion. Sie sind zunächst steil, später flacher gebogen und laufen in zwei unregelmäßig gezähnte Endlappen aus. Ihre Farbe gleicht der der Standarten. Ein dunklerer Rückenstreif verläuft längs des Längskanales. Sie sind durchschnittlich etwa 28—34 mm lang und an der Spitze etwa 8—12 mm breit. Nach dem Öffnen der Blüte, solange das Narbenläppchen den Endlappen angepreßt liegt, greifen diese mit ihren Rändern übereinander. Später, beim Eintritt in das Zwitterstadium, treten sie häufig mehr oder weniger auseinander und der Narbenlappen biegt sich abwärts. Dieser ist etwa dreieckig, am Ende kurz abgestutzt und ragt wie ein kleines Schildchen in den Rachenraum hinein (Fig. 652). Die Vorderseite ist, mit Ausnahme der Randpartien, überaus dicht mit langen Papillen besetzt.



Fig. 652. *Iris sibirica.* Blüte im Zwitterstadium. N Narbenlappen. (Original B.)

Die Staubblätter werden von den Griffelblättern in der Regel nur etwa 6—9 mm überragt. Mitunter kommen aber auch Exemplare mit längeren Staubblättern vor. Das Filament ist weißlich, oft bläulich überlaufen, die Anthere erscheint infolge des ganz blaßgelben Blütenstaubes, der mit freiem Auge fast weiß aussieht, etwa elfenbeinweiß. Der in gequollenem Zustand kugelartige Pollen besitzt nach Dodel (40) eine relativ dicke Intine. Hingegen ist die Exine verhältnismäßig schwach entwickelt und an der einen Pollenseite schlitzförmig geöffnet. Gegen die Ränder des Schlitzes nimmt die Dicke der Exine so allmählich ab, daß man oft kaum den scharfen Rand zu unterscheiden vermag. Die Außenfläche der hellgelben Exine ist zierlich gefeldert. Die Maschen der Struktur sind aber sehr klein, am größten noch an den, vom Exinenschlitz am weitesten entfernten Teilen, und nehmen gegen diesen immer mehr an Größe ab. Da keine Öltropfen oder dergleichen vorhanden sind, ist der

Pollen mehlig und stäubend, und fällt überaus leicht aus der geöffneten Anthere, so daß besuchende Insekten über und über bestreut werden.

Auf die sezernierenden Papillen einer empfängnisfähigen Narbe gebracht, quellen die Pollenkörner und keimen so rasch, daß sie schon nach 3 Stunden ein großes Stück in den oberen Teil der Pollenschlauchleitfurche am Rücken des Griffelblattes hineingewachsen sind. Dodel (l. c.) fand in Präparaten bestäubter Narben nach Fixierung mit absolutem Alkohol und Färbung mit Hämatoxylin stets fast alle Pollenkörner in Schläuche ausgewachsen. Dicht neben der Leitfurche wird das Griffelblatt auf jeder Seite von einem Gefäßbündel der Länge nach durchzogen, das sich in der Höhe des Narbenlappens in eine größere Zahl von Adern auflöst und in die Endlappen eintritt. Das Gewebe um die Pollenschlauchleitfurche führt Stärke, die, wie Dodel annimmt, der Ernährung der schnellwüchsigen Pollenschläuche dient. Beim Übergang in den kurzen Griffel setzen sich die Furchen als kleine, im Querschnitte rundliche oder schlitzförmige Öffnungen nächst der Mitte des Griffels bis in die Fruchtknotenfäden fort, wo sie im oberen Teil der Plazenten münden. Alle diese Leiträume sind von papillösen Zellen ausgekleidet, die den typischen Charakter sezernierender Organe zeigen und sehr wahrscheinlich in der lebenden Blüte eine zuckerhältige Flüssigkeit ausscheiden, von der sich die heranwachsenden Pollenschläuche ernähren. Auch die Plazenten sind in unmittelbarer Nähe der Insertionsstellen der Samenanlagen, ganz besonders gegenüber den Mikropylen von papillösen, auffallend stark entwickelten und dickwandigen Zellen ausgekleidet, die vermutlich die gleiche Funktion haben, den heranwachsenden Pollenschläuchen den Weg zu weisen.

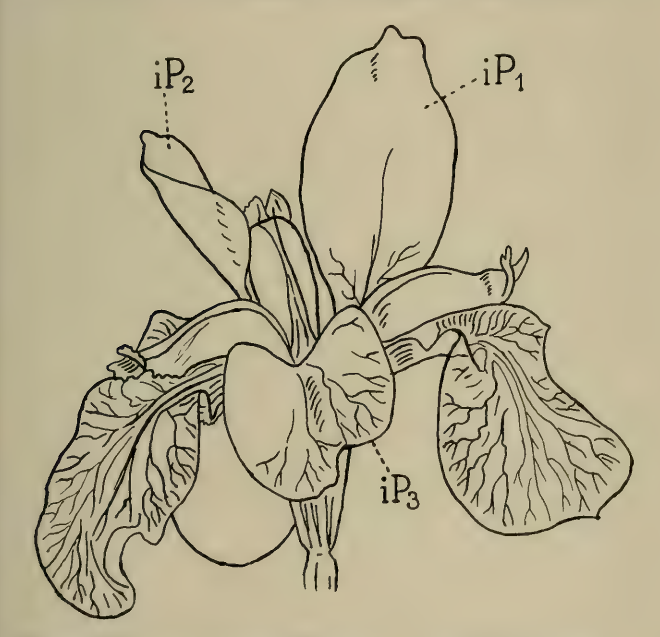


Fig. 653. *Iris sibirica.* Blüte mit zum Teil lippenartigen Standarten (i P_1—i P_3). (Original B.)

Fig. 654. *Iris sibirica.* Fruchtstand. (Original B.)

An den von Dodel untersuchten wildgewachsenen Exemplaren konnte wiederholt Polyembryonie durch Befruchtung der Synergiden festgestellt werden. Das

Auftreten der Polyembryonie kann also nicht als eine, durch Gartenkultur und Degeneration verursachte Erscheinung gewertet werden.

Auch Blütenabnormitäten können an wildwachsenden Exemplaren auftreten. In den bereits öfters genannten Ritscheinauen in Oststeiermark fand ich u. a. eine Blüte, bei der die Standarten teilweise lippenblattartig ausgebildet waren (Fig. 653). Eine Standarte war vollkommen normal. Die zweite Standarte war in ihrem oberen Teil gleichfalls ganz normal ausgebildet, der untere Teil, dicht über dem Nagel, zeigte jedoch die weiße Grundfarbe der Lippen mit einigen blauen Adern in der für die Lippe charakteristischen Anordnung. Am stärksten war die dritte umgewandelt, die gleichsam auf einer Seite Standarte, auf der anderen Lippe war. Das Blatt war nämlich lippenartig herabgebogen, allerdings erst von weiter oben an und nicht so stark. Nach der Oberseite zeigte es eine starke Einbiegung, die an den Nagel eines äußeren Perigonblattes erinnert. Dabei war von der Mittelrippenregion aus die eine Blatthälfte breiter und kürzer und zeigte, wenn auch unvollkommener, die Zeichnung und Färbung eines Lippenblattes; die andere, schmälere aber längere Blatthälfte war mit Ausnahme der ebenfalls lippenartig gezeichneten Spitze, wie eine normale Standarte gefärbt. Die lippenartige Seite zeigte am Grunde sogar die charakteristische gelbe Grundfarbe des Nagels der Lippe.

Die blütenbiologischen Einrichtungen der protandrischen Blüte dürften ziemlich genau mit denen von *I. Pseudacorus* übereinstimmen. Von einer Variation in eine hummelblütige und eine schwebfliegenblütige Form wird nichts berichtet und konnte auch ich nichts bemerken. Da die Antheren schon sehr frühzeitig aufspringen und der Pollen sehr leicht ausfällt, dürfte im allgemeinen beim Eintritt der Empfängnisfähigkeit der Narbe bereits aller Blütenstaub verbraucht sein, so daß man praktisch von einem männlichen und weiblichen Stadium sprechen könnte. Eine Selbstbestäubung scheint unter diesen Umständen völlig ausgeschlossen. Hingegen stellt Dodel (40), ohne allerdings den Insektenbesuch selbst beobachtet zu haben, fest, daß bei trockener Witterung schon kurz nach Eintreten der Empfängnisreife fast alle Narbenläppchen mit Blütenstaub belegt sind, daß also bei solchem Wetter der Insektenbesuch ziemlich reichlich sein muß. Loew (**118**) beobachtete im Bredower Forst bei Nauen eifrigen Besuch von Hummeln und zwar *Bombus variabilis* Schmiedekn. und *Psithyrus campestris* Pz. Im Botanischen Garten Berlin beobachtete er nach Knuth (**102**) auch *Bombus hortorum* L. beim Honigsaugen.

Nach Verlauf einiger weniger warmer und sonniger Tage schwellen nach Dodel die Fruchtknoten fast aller abgeblühten Blumen an, ein Beweis, daß fast alle Blüten erfolgreich von Insekten besucht wurden (40, 46, 108, 150, **51, 102, 107, 118,** K. Manuskript, B.).

Frucht. Die 3—4 cm langen Kapseln (Fig. 654) werden von hohen, starr elastischen Stielen starr aufrecht erhalten. Sie sind länglich-ellipsoidisch, durch die oft wulstigen Kapselfächer etwas dreiseitig abgeplattet oder sogar leicht rinnig, mit einem kurzen Spitzchen, im übrigen aber oben wie unten mehr abgerundet. Die Kapselwände sind sehr kräftig und dick, von zahlreichen Queradern durchzogen, verholzt. Ihre Farbe ist im reifen Zustand gleich der des vertrockneten Stengels, an dem nur mehr ganz kleine Reste der Hochblätter zu finden sind, ein dunkles rotbraun. Die Kapsel springt verhältnismäßig nur wenig weit auf. Infolge ihrer starr aufrechten Haltung können die Samen nicht von selbst ausfallen. Die Elastizität des hohen Stengels schleudert die Samen jedoch schon bei geringer Erschütterung leicht aus. Die Samenreife erfolgt so frühzeitig, daß zur Zeit des Streuschnittes gewöhnlich schon die ganzen oberirdischen Teile vertrocknet sind. Wo die sibirische Schwertlilie jedoch in Wiesen auftritt, die auf Heu gemäht werden, muß naturgemäß die Samenvermehrung eine recht geringe sein, da die Kapseln nicht zur Ausreifung gelangen können. Meines Erachtens ist dieser Umstand weit mehr für das Ver-

schwinden der *Iris sibirica* in manchen Gegenden, wie in Oststeiermark, verantwortlich als die Drainage, der man im allgemeinen die Schuld zuschiebt (B.).

Samen. Der rötlichbraune flache und dünne Samen (Fig. 655) ist im Umriß etwa D-förmig bis viereckig und hat eine glatte Oberfläche. Nach Nagy (106) sind seine Oberhautzellen in der Flächenansicht länglich polygonal, im Längsschnitt rechteckig. Außen- und Innenwand der Epidermiszellen sind gleichmäßig verdickt. Bei der Außenwand läßt sich unter der Kutikula zunächst eine verholzte und dann eine

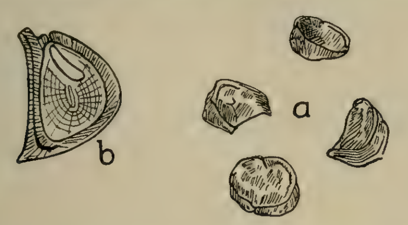


Fig. 655. *Iris sibirica.* a Samen, b Längsschnitt durch den Samen. (Original B.).

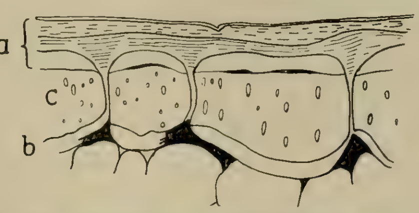


Fig. 656. *Iris sibirica*, Samenepidermis. a Außen-, b Innen-, c Seitenwand. (Nach Nagy.)

Zelluloseschichte unterscheiden, wobei die Holzschichte an den Zellgrenzen keilförmig in die Zelluloseschichte vorspringt (Fig. 656). Die innere tangentiale Wand ist nur an den Ecken holzig und besteht sonst aus Zellulose, ebenso die tüpfelig verdickten Radialwände. Bei reifen, trockenen Samen sind die Oberhautzellen fast gänzlich leer. Die Oberhaut wird durch einzelne Spaltöffnungen durchbrochen. Die mittlere Parenchymschichte besteht aus Zellen mit Zellulosewänden. Verstreut im Parenchym treten gerbstoffführende Zellen auf. Die ölführende Schichte ist in ihrer ganzen Ausdehnung 3 bis 5 Zellreihen stark. Die Epidermiszellen, die das Hilum an der Spitze des Samenkernes umgeben, haben dickere Wände als die übrigen. Ebenso sind unter den Epidermiszellen des Hilum, zwischen die dünnwandigen eingestreut, vereinzelte dickwandige Versteifungszellen vorhanden. Der äußere Keimungskanal wird bis in die Höhe der Mikropyle von mehreren gewölbten Reihen von Versteifungszellen mit tüpfelig verdickten verholzten Wänden umgeben. (Fig. 657.) (106.)

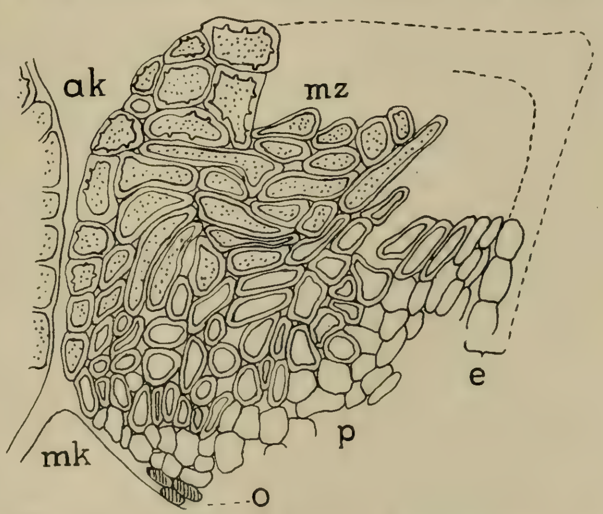


Fig. 657. *Iris sibirica*, äußerer Keimungskanal des Samens, ak äußerer Keimungskanal, mk Kegel der Mikrophyle, e Epidermis, p Parenchym, mz mechanische Zellen. (Nach Nagy.)

Wie bei *I. Pseudacorus* sind auch bei *I. sibirica* die Samen außerordentlich leicht und vermögen zu schwimmen. Hier dienen jedoch als Schwimmapparat die großen, luftgefüllten Epidermiszellen. Die ebenfalls dickwandige Epidermis verhindert auch hier das rasche Eindringen von Wasser. In diesem Sinne ist das Vorhandensein von — allerdings wenigen — Spaltöffnungen eine bemerkenswerte Ausnahme. Da *Iris sibirica* nicht direkt im Wasser oder doch dicht an Ufern auf-

tritt, hat die Schwimmfähigkeit der Samen wohl nur den Sinn einer weiteren Verbreitung bei Überschwemmungen, namentlich dann, wenn solche im Herbst oder doch sehr zeitig im Frühjahr auftreten. Für die einfache Verbreitung ohne derartige Ereignisse muß aber ebenfalls gesorgt sein, und diese Forderung scheinen mir die sehr elastischen Stengel zu erfüllen, die bei Erschütterung die Samen weit auswerfen — namentlich bei Wind, der die leichten Samen leicht vertragen kann. Bei einer derartigen Verbreitungsart können natürlich auch die Spaltöffnungen kein Hindernis sein. (B.)

Subsect. 9. *Spuriae.*

2. Iris graminea L. Grasblättrige Schwertlilie.

2a. Iris Pseudocyperus Schur (= I. graminea var. Pseudocyperus Beck.). Cypergrasartige Schwertlilie.

3. Iris spuria L. Bastard-Schwertlilie.

Durch eine Reihe gemeinsamer Merkmale sind die sehr variablen Arten der *Spuria*-Sektion, deren Verbreitungsgebiet das wärmere Europa und Westasien bildet, gut zusammengeschlossen. Besonders ist die Form des mehr oder weniger geschnäbelten Fruchtknotens, der längs jeder der drei Seitenkanten zwei Flügel trägt, weiters die von zwei, ober den Graten der Unterlippe stehenden Zähnen gebildete Narbe und die pergamentartige, durchscheinende Testa des Samens charakteristisch. Die Spreite der Lippe ist vom ovalen „Nagel" durch eine Verengung abgegliedert, die Lippe wird daher auch als „geigenförmig" bezeichnet. Aber auch biologisch stehen die Arten der Sektion einander sehr nahe, so daß eine gemeinsame Besprechung angezeigt erscheint.

Verbreitung: *Iris graminea* L. (Fig. 658) ist in ganz Südeuropa, von Spanien bis zum Balkan verbreitet. Vom Balkan erstreckt sich ihr Areal einerseits bis nach Südrußland, anderseits über die Karpathen gegen Nordwesten und erreicht im ehemals österreichischen Schlesien, wo sie bei Wendrin, Zeislowitz, Oldrzydowitz und Bruma, ferner am Tul vorkommt, die Nordgrenze des einigermaßen zusammenhängenden Verbreitungsbezirkes. Von hier aus westwärts greift eine Arealzunge nördlich der Alpen nach Mähren, wo Standorte nächst Klentnitz bei Nikolsburg, nächst Divak bei Auspitz und ferner bei Prittlach, Ungarisch-Brod und Straßnitz bekannt sind, und weiter, namentlich im Gebiet der pannonischen Flora, nach Niederösterreich und Oberösterreich. In Salzburg fehlt sie bereits, und dies ist zugleich das einzige Kronland der alten Monarchie, welches *I. graminea* überhaupt nicht beherbergt. Denn die nördlich der Alpen vorgeschobene Zunge wendet ihre Südgrenze in Niederösterreich südwärts, etwa längs des Alpenvorlandes, und leitet so in den südlich der Alpen verlaufenden Ausläufer des Areals über. So finden wir, wenn auch nur zerstreut, *Iris graminea* auch im südlichen Steiermark, weiter mehrfach in Kärnten, zum Beispiel zwischen Villach und Hermagor, bei Mittewald nächst Bleiberg und bei Oberdrauburg. Weiter erstreckt sich die Nordgrenze dieses südlichen Armes über Südtirol, wo die Art in Val Vestino am Monte Camiol, im Val Rondone und bei Moerna auftritt, und endlich als einzigen Teil der Schweiz auf den Monte San Giorgio und in die Gegend von Ligornetto und Mabio, auf dem Monte Generoso im südlichsten Tessin. Es ist deutlich ersichtlich, daß *I. graminea* dem höheren Alpengebiet ausweicht, wodurch die Spaltung des Areals in zwei Arme zustandekommt.

Von diesem zwar vielfach unterbrochenen, aber doch ziemlich zusammenhängenden Areal weit isoliert sind die Standorte auf den Iserwiesen bei Jungbunzlau und bei Eger in Böhmen und die wenigen Fundorte in Deutschland. Hier kommt *I. graminea* nur auf einigen Standorten vor, die meist als Verwilderungsfundorte betrachtet werden, so in Bayern bei Sonthofen, Hohenschwangau, im Dachauer

Moos, am Lichtenstein in Franken und zwischen Veilhof und Sankt Jobst nächst Nürnberg. In Württemberg am Praßberg im Oberamt Wangen soll ein spontaner Standort sein. Endlich sind auch zwei historische Standorte von Bedeutung, die bis 1799 existiert haben, nämlich am Belchensee in den Hochvogesen und in der Gegend von Ulm. Namentlich dieser letztere Standort scheint mir sehr beachtenswert, da er eine Brücke zwischen den Standorten im südlichen Bayern und denen in Franken und Böhmen bildet, die auf diese Art längs eines großen gemeinsamen Bogens liegen. Es ist ja oft überaus schwierig, die Verwilderung einer Pflanze mit Sicherheit nachzuweisen, so daß sich bei Betrachtung der Verbreitungskarte unwillkürlich der Gedanke aufdrängt, daß alle die als Verwilderung aufgefaßten Bayerischen Fundorte vielleicht doch Reste eines früheren zusammenhängenden Areales sein



Fig. 658. Verbreitung von *I. graminea* und ihrer var. *Pseudocyperus*. Hauptschraffierung ////////, *I. graminea*, entgegengesetzt schraffiert \\\\\\\\ var. *Pseudocyperus*. ● isolierte Standorte, ○ einstige Standorte von *I. graminea*. ? ? fraglicher Grenzverlauf. (Nach der Literatur zusammengestellt B.)

könnten, welches sich zwanglos an den Arealast nördlich der Alpen anschließen würde. Auch die Tatsache, daß in historischer, nicht weit zurückliegender Zeit zwei dieser isolierten Fundorte eingegangen sind, könnte darauf hinweisen, daß das Verbreitungsgebiet der *I. graminea* im Zurückweichen aus Mitteleuropa begriffen ist. Jedenfalls würde sich m. E. eine Überprüfung dieser Verhältnisse lohnen.

In vertikaler Hinsicht ist *I. graminea* auf die tieferen Lagen beschränkt. Nur in Südtirol steigt sie bis etwa 1100 m. Auch in Kärnten steigt sie relativ hoch, so bei Mittewald vor Bleiberg auf 800 m und am Kadutschenweg, nordöstlich von Bleiberg sogar auf 900 bis 950 m.

Innerhalb des Gesamtareals von *I. graminea* liegen auch die Verbreitungsbezirke der var. *Pseudocyperus* (*I. Pseudocyperus* Schur. pro spec.). Diese größere, starre Form kommt nur in südlicherer Lage vor, und zwar in Istrien, Bosnien, der Herzegowina und Siebenbürgen an buschigen Plätzen. (Fig. 658, verkehrte Schraffierung.)

Über die Verbreitung der *I. spuria* liegen selbst in der neuesten Literatur noch vielfach falsche Angaben vor, da diese Art häufig, ja fast allgemein (z. B. Hegi[1]), Ascherson-Graebner[2]), mit *I. spathulata* Lam. teils verwechselt, teils zusammengeworfen wird, obwohl Bernátsky und Janchen (24.) bereits 1910 auf Grund genauer Untersuchungen wildwachsender Exemplare feststellten, daß diese beiden Arten desselben Formenkreises deutlich unterschieden, als echte *I. spuria* L., aber die mitteleuropäische bezw. östliche, von Joó als *I. subbarbata* beschriebene Art zu gelten hat, wie aus dem Vergleich mit den Diagnosen Linnés und seines Gewährmannes Clusius hervorgeht. *I. subbarbata* Joó wird infolge eines Irrtumes in Vilmorins Blumengärtnerei (Bd. I., 1896), der sich weitergeschleppt hat, selbst von Ascherson und Graebner[3]) zu *I. Gueldenstaedtiana* Lepech. resp. *I. halophila* Pall. gestellt, was nach Bernátsky und Janchen (24.) gänzlich falsch ist. Die französische Art ist hingegen unbedingt mit *I. spathulata* Lam. identisch und hier nicht zu berücksichtigen.

Demnach ist die echte *I. spuria* L. (= *I. subbarbata* Joó) eine ausgesprochen südöstliche Art. Ihre meisten Formen sind im Orient heimisch. In unser Gebiet ragt sie über Rumänien, Siebenbürgen, die Große und Kleine Ungarische Tiefebene, nördlich anscheinend durch die Karpathen begrenzt, bis ins Marchfeld und ins Wiener Becken, sowie ins Gebiet zwischen Leitha und Schwechat, wie bei Zwerndorf, Bockfließ und Hohenau und endlich bis in die Gegend von Lundenburg und Altenmarkt in Mähren. (Fig. 659.) Eine Enklave befindet sich aber auch in Deutschland und zwar einzig im nördlichsten Teil der oberen Rheinebene bei Mainz und Oppenheim auf beiden Rheinufern, bei Freimeinheim, zwischen Rauschheim und Astheim. Sonst fehlt die Art dem ganzen Gebiet vollständig, tritt aber sonderbarerweise in einer etwas abweichenden Form (*f. danica* Janch. et Bern.) in Dänemark wieder auf. Obwohl keine genaueren Untersuchungen darüber vorliegen, ist wohl anzunehmen, daß die Algerische „*I. spuria*“ mit der südfranzösischen *I. spathulata* identisch sei, wie auch die spanische als zu dieser Art gehörig erkannt wurde.

Was die Standortsverhältnisse anlangt, verhalten sich die *Spuriae* sehr bodenvag, bevorzugen aber im allgemeinen trockenere Standorte als *I. Pseudacorus* und *I. sibirica*. Nach Dykes (45.) gedeihen alle in gutem lehmigem Boden so gut wie in humusreichem Sandboden und blühen willig selbst in steifem Ton, vorausgesetzt, daß die Lage abschüssig ist und der Untergrund eine gute Drainage zuläßt. Was die Trockenheit des Bodens anlangt, gilt dies besonders von *I. graminea*, während *I. spuria* sich auch in dieser Hinsicht überaus anpassungsfähig zeigt.

[1]) Hegi, Ill. Fl. v. Mitteleuropa, II, S. 294.

[2]) Ascherson-Graebner, Synopsis III, S. 496.

[3]) Ascherson-Graebner, Synopsis III, S. 495—498.

I. graminea bevorzugt anscheinend etwas halbschattige Lagen im Unterwuchs von lichten Wäldern oder Buschgehölzen. Dies entspricht im allgemeinen auch gut der zarten, relativ hinfälligen Beschaffenheit ihrer grasartigen weichen Blätter. So tritt sie in den Karawanken unter dem Niederwuchs der Buchenmischwälder auf. Als Oberholz finden wir hier nach Scharfetter (128.) *Abies alba, Picea excelsa, Larix decidua, Betula pendula, Carpinus Betulus, Fagus silvaticus, Ostrya carpinifolia, Populus tremula, Prunus avium, Acer campestre, A. Pseudoplatanus, Corylus Avellana, Salix grandifolia, Sorbus Aria, S. Aucuparia,* und *Lonicera Xylosteum.*



Fig. 659. Verbreitung von *I. spuria* sensu stricto. (Nach der Literatur, vornehmlich nach Bernatzky-Janchen. B.)

Der Niederwuchs ist, vorausgesetzt, daß der Bestand nicht zu dicht ist, sehr reichhaltig. *I. graminea* wird begleitet von *Athyrium filix femina, Polystichum lobatum, Nephrodium filix mas, N. Robertianum, Festuca silvatica, Brachypodium, Carex alba, C. silvatica, Luzula nemorosa, L. silvatica, Lilium Martagon, Majanthemum bifolium,*

Polygonatum officinale, P. verticillatum, Paris quadrifolia, Leucojum vernum, Cephalanthera rubra, Neottia nidus avis, Asarum europaeum, Silene nutans, Anemone Hepatica, A. nemorosa, A. trifolia, Actaea spicata, Cardamine enneaphyllos, Dentaria pentaphylla, D. bulbifera, D. trifolia, Saxifraga cuneifolia, Aruncus silvestris, Lotus corniculatus, Vicia oroboides, Lathyrus vernus, Geranium Robertianum, Oxalis acetosella, Linum catharticum, Mercurialis perennis, Euphorbia amygdaloides, Viola odorata, V. Riviniana, Sanicula europaea, Angelica silvestris, Laserpitium Siler, L. latifolium, Primula veris, P. vulgaris, Cyclamen europaeum, Vinca minor, Pulmonaria officinalis, Lamium luteum, Stachys Jacquinii,. Satureja alpina, Salvia glutinosa, Atropa Belladonna, Digitalis ambigua, Veronica officinalis, V. urticifolia, Melampyrum silvaticum, Galium silvaticum, Valeriana tripteris, V. montana, Campanula Trachelium, Adenostyles glabra, Solidaga virga aurea, Buphthalmum salicifolium, Homogyne silvestris, Cirsium Erisithales, Lactuca muralis, Prenanthes purpurea, Hieracium Pilosella, H. murorum. Unter ganz ähnlichen Verhältnissen fand sie Hayek in den Sanntaler Alpen (66.), wo unter vielen anderen auch *Tofieldia calyculata, Veratrum album, Lilium carniolicum, L. Martagon, Convallaria majalis, Cypripedium Calceolus, Orchis maculata, Gymnadenia conopea, G. odoratissima, Platanthera bifolia, Listera cordata, Cephalanthera latifolia* und *C. rubra, Epipactis latifolia* und *E. rubiginosa* anzutreffen waren. Es würde zu weit führen und in vieler Hinsicht nur eine Wiederholung der obigen Liste bedeuten, sollten alle Begleiter der *I. graminea* aus den Sanntaler Alpen, wo sie im Suhaldolnikgraben im Feistritz- und im Kankertal vorkommt, verzeichnet werden. Die angeführten Arten zeigen bereits, daß sie hier vorwiegend mit Humusbewohnern vergesellschaftet auftritt. Anderseits liebt sie aber auch mesophile Bergwiesen. Scharfetter (l. c.) fand sie nordöstlich von Bleiberg in Kärnten auf einer solchen Wiese nächst dem Kadutschenweg in 900 bis 950 m Seehöhe in südlicher Exposition. Sehr vereinzelt ist diese Wiese von *Picea excelsa, Larix decidua, Populus tremula, Fagus silvatica, Corylus Avellana, Berberis vulgaris, Crataegus monogyna* und Rosen bestanden. *Iris graminea* wird hier begleitet von *Bromus erectus, Lilium bulbiferum, Thesium montanum, Polygonum viviparum, Genista sagittalis, Ononis hircina, Onobrychis viciaefolia, Linum viscosum, Euphorbia dulcis, Astrantia carinthiaca, Vincetoxicum, Brunella grandiflora, Melittis Melissophyllum, Salvia pratensis, Calamintha alpina, Alectorolophus lanceolatus, Galium austriacum, Knautia arvensis, Crepis incarnata, Buphthalmum salicifolium* und vielen andern. Hier sind die Vegetationsverhältnisse also durchaus andere als an den zuerst geschilderten Standorten. In den Karpathen tritt sie am 620 m hohen Tul neben *Gladiolus imbricatus, Muscari comosum, Dianthus Carthusianorum, Trifolium rubens, Gentiana asclepiadea, Stachys alpina* und verschiedenen Orchideen, wie *Orchis tridentata, O. militaris, O. globosa, O. mascula, O. sambucina* u. a., also vornehmlich unter solchen Orchideen auf, wie sie auch unsere Voralpenwiesen besiedeln. In Galizien an den Steilhängen des Dnjesterdurchbruches bei Zaleszczyki und am unteren Strypa findet man *Iris graminea* unter Buschwerk von *Prunus fruticosa* und anderen Laubhölzern, zum Teil sogar begleitet von Steppengräsern wie *Stipa capillata, Hierochloë odorata* und *Poa pannonica.* (Nach Hayek[1].)

Während die grasblättrige Schwertlilie noch in Kärnten, wie wir sahen, in Südexposition auftritt, gehört sie im heißen Karst zu den schattenliebenden Karstpflanzen. Alles in allem ist es geradezu auffallend, daß *Iris graminea* unter allen mitteleuropäischen *Apogon*-Arten am wenigsten feuchte Standorte besiedelt. Alle ihre Standorte tragen mehr oder weniger ausgeprägt mesophilen Charakter.

Für *Iris spuria* gibt Hegi (l. c.) „Sumpfwiesen der Ebene, feuchte Plätze und Kalkhügel" an. Diese Angabe ist jedoch höchst unvollständig, da gerade diese Schwertlilie sehr verschiedenartige Standorte bewohnt. Als äußerstes Extrem

[1]) Hayek, Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns, I., Wien 1916.

nach der einen Seite können wir das Vorkommen im Röhricht, häufig in Begleitung von *Iris Pseudacorus* und *I. sibirica* betrachten. Derartige Standorte werden namentlich aus der Ungarischen Tiefebene verzeichnet. Woenig (157.) beschreibt das Auftreten gemeinsam mit den beiden letztgenannten Arten im Schilf und Binsendickicht, unter 2 m hohen Beständen von *Phalaris arundinacea, Glyceria spectabilis, G. fluitans* und *G. aquatica* und *Schoenus nigricans.* Nach Hayek (Pflanzendecke) findet sich *I. spuria* in der Ungarischen Tiefebene auch in 4 m hohen Beständen von *Phragmites communis* in Gesellschaft mit *Typha angustifolia, T. latifolia, Calamagrostis lanceolata, C. Pseudophragmites, Phalaris arundinacea, Schoenoplectus lacustris, Iris Pseudacorus* und *Acorus Calamus.* Wo dann die Schilfhalme weniger dicht stehen, treten noch Glycerien (*G. aquatica, fluitans, plicata*), *Catabrosa aquatica, Poa palustris,* verschiedene *Carices, Schoenus nigricans, Cladium Mariscus, Holoschoenus australis, Alisma Plantago, A. aquatica, Sagittaria sagittaefolia, Dryopteris Thelypteris, Thalictrum flavum, T. lucidum, Ranunculus Lingua, Lythrum Salicaria, Sium latifolium, Peucedanum palustre, Cicuta virosa, Gratiola officinalis* u. a. m. hinzu. Alle diese Arten können auch in größeren Beständen von *Schoenoplectus lacustris* auftreten.

Etwas geringere Nässe zeigen schon die Wiesenmoore, in denen *Iris spuria* ebenfalls häufig auftritt, hier aber statt mit *Iris Pseudacorus,* mit *I. sibirica* vergesellschaftet. Im Ungarischen Tiefland gehören außer diesen beiden Schwertlilien folgende Arten zu den Charakterpflanzen der Wiesenmoore: *Glyceria aquatica, Carex Davalliana, C. disticha, C. elongata, C. elata, C. riparia, C. gracilis, C. flava, C. glauca, C. panicea, C. lasiocarpa, C. paradoxa, C. paniculata, C. vulpina, Schoenus nigricans, S. ferrugineus, Eriophorum angustifolium, Scirpus maritimus, Heleocharis palustris, Cladium Mariscus, Juncus articulatus, Dryopteris Thelypteris, Orchis incarnata, O. latifolia, O. palustris, Lychnis flos cuculi, Ranunculus Lingua, R. acer, Caltha palustris, Roripa austriaca, Filipendula Ulmaria, Lythrum Salicaria, Oenanthe fistulosa, Blackstonia serotina, Menyanthes trifoliata, Symphytum officinale, Myosotis scorpioides, Pedicularis palustris, Gratiola officinalis, Teucrium Scordium, Galium palustre, G. uliginosum, Cirsium canum, C. palustre* und *C. brachycephalum.* In solchen Wiesenmooren tritt *Iris spuria* auch in Dänemark auf. Ähnliche Umgebung, nur mit dem Unterschied, daß die *Carices* gegenüber den Gräsern zurücktreten, findet sie in den Sumpfwiesen, z. B. zwischen Mátra, Theiß und Tarna, wo sie auch mit *Carex nutans* gemeinsam vorkommt. Ob und wie weit die Wiesen am Rhein, auf denen *I. spuria* auftritt, mit diesen ungarischen Standorten vergleichbar sind, entzieht sich meiner Beurteilung. Jedenfalls gehören aber auch diese zu den feuchteren Standorten, so wie die feuchten Wiesen bei Torda in Siebenbürgen.

Außerordentlich aufschlußreich sind die bisher noch unveröffentlichten ökologischen Standortsaufnahmen Bojkos [1]) über *I. spuria* aus dem nordöstlichen Neusiedlerseegebiet, die ich am besten hier wörtlich anführe:

„In dem von mir untersuchten etwa 400 qkm großen burgenländischen Gebiete östlich vom Neusiedlersee (Grenzen: Südabfall der Parndorfer Heideterrasse, Reichsgrenze, Einserkanal, Seeufer) tritt *Iris spuria* ausschließlich im *Molinietum coeruleae* auf. Die anderen hygrophilen Gesellschaften des Gebietes sind schwach bis stark halophil und werden von *I. spuria* streng gemieden. Aber auch in den Molinieten ist sie nur zerstreut und dann in kleinen Gruppen beisammen.

Das *Molinietum* erstreckt sich im untersuchten Gebiete über alle jene Flächen, die von 20—50 cm über dem durchschnittlichen Grundwasserstand liegen und die von einer nahen Quelle oder aus sonstigen Gründen ausgesüßt sind. Sehr schön

[1]) Herr Dr. Hugo Bojko, Wien, hatte die Freundlichkeit, mir seine schriftlichen Aufzeichnungen zur Veröffentlichung zur Verfügung zu stellen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

entwickelt sind *I. spuria*-Gruppen auf solchen nassen Wiesen zwischen Gols und Weiden und an der römischen Quelle bei Kapelle Kote 125 zwischen Weiden und Podersdorf.

Vom Wasserniveau dieser Quelle ausgehend besteht folgende Gesellschaftsfolge: *Phragmitetum*, *Schoenoplectetum Tabernaemontani*, *Schoenetum nigricantis*, *Molinietum*. An dieses schließt sich von 50—200 cm über dem Grundwasser ein *Cynodontetum* an, das zur eigentlichen Steppe (*Festucetum pseudovinae* und *Stipetum pennatae*) überleitet.

Im *Molinietum* scheint *I. spuria* die tiefst gelegenen Teile zu bevorzugen und jene höheren zu meiden, in denen auch *Ranunculus acer* sein Optimum findet und *Sesleria uliginosa* stark hervortritt. Es sind die bevorzugten also die Stellen von etwa 20—30 cm über dem Grundwasser (zur Blütezeit! In den Wochen Ende März—Anfang April reicht dieses fast bis zur Oberfläche, am niedrigsten ist es im September).

Eine Aufnahme von 4 qm bei der römischen Quelle südwestlich der Kote 125 gibt Einblick in die Gesellschaft: Zeit 23. V. 1931.

Ranunculus acer	4	2		*Iris sibirica*	2	1	
Valeriana dioica. . .	2	1		*Sanguisorba officin*.	2	1	
Molinia coerulea. . .	5	4	fol.	*Carex flacca*. . . .	3	1	
Iris spuria	2	1		*Eriophorum angustif*.	1	1	fr.
Potentilla erecta . . .	3	1		*Trifolium pratense* .	2	1	
Caltha palustris . . .	2	2	fr.	*Sesleria uliginosa* .	3	1	
Taraxacum officin. .	2	1		*Lathyrus pannonicus*	2	1	
Cirsium palustre. . .	1	1		*Veratrum album* . .	1	1	fol.
Triglochin palustre. .	1	1		*Polygala vulgaris*. .	1	1	
Poa palustris	2	1		*Chrysanth. leucanth*..	1	1.	

(Zahlen nach Braun-Blanquet, erste = Abundanz, zweite Dominanz, alle außer den mit fol. bzw. fr. bezeichneten sind blühend.)

Die Blütezeit der *I. spuria* ist etwa 20. V. — 15. VI. Mitte Juni werden diese Plätze jedoch meist gemäht, so daß ein weiteres Verfolgen nicht möglich ist. Ich glaube aber nicht, daß die Blütezeit viel länger als die angegebene währt.

Der Boden ist sehr nährstoffreich.

Im allgemeinen sind die ökologischen Verhältnisse ähnlich wie bei *Iris sibirica*, doch scheint diese die nasseren Mulden zu meiden und die höheren Stellen (von 30—50 cm [siehe vorher]) zu bevorzugen. Die geringe Zahl der gefundenen Individuen gestattet jedoch keinen allgemein gültigen Schluß.“

Einigermaßen feucht scheinen auch die Wiesen in der Gipfelregion der Piatra Csaki im östlichen Kalkzuge des Siebenbürger Erzgebirges zu sein, wo *Iris spuria* neben *Narcissus poeticus* var. *seriorflorens*, *Orchis globosa*, *Crocus Heuffelianus* und *C. banaticus* auftritt. Dagegen weist schon das gemeinsame Auftreten mit *I. hungarica* (= *I. aphylla* v. *hungarica*) auf anderen Siebenbürgischen Bergwiesen auf einen ziemlich trockenen Untergrund. Hier treten an Gräsern *Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens*, *Phleum phloides*, *Danthonia calycina*, *Festuca elatior*, *Poa pratensis* und *P. angustifolia* häufig auf, ferner *Carex montana*, *Bulbocodium ruthenicum*, *Orchis militaris*, *O. ustulata*, *O. tridentata*, *O. Morio*, *Gymnadenia conopea*, *Silene chlorantha*, *S. Otites*, *Dianthus banaticus*, *Linum nervosum*, *L. tenuifolium*, *L. flavum*, *L. catharticum*, *Anemone patens*, *A. grandis*, *A. montana*, *Ranunculus auricomus*, *R. acer*, *R. Steveni*, *Arabis hirsuta*, *Hypericum elegans*, *H. maculatum*, *H. perforatum*, *Lotus corniculatus*, *Ononis hircina*, *Trifolium pratense*, *T. montanum*, *T. ochroleucum*, *Medicago falcata*, *M. lupulina*, *Lathyrus pratensis*, *Potentilla patula*, *P. thuringiaca*, *Filipendula hexapetala*, *Polygala comosa*, *P. amarella*. *Daucus Carota*, *Carum Carvi*, *Salvia nemorosa*, *S. pratensis*, *S. nutans*, *Thymus transsilvanicus*,

Primula elatior, *Gentiana carpathica*, *Campanula patula*, *C. rotundifolia*, *Galium verum*, *G. erectum*, *Phyteuma Vágneri*, *Scabiosa ochroleuca*, *Centaurea Jacea* var. *banatica*, *C. spinulosa*, *Tragopogon orientalis*, *Crepis praemorsa*, *Leontodon autumnalis*, *L. hispidus*, *L. danubialis*, *Hypochoeris maculata*, *Hieracium Pilosella*, *H. Bauhinii* u. a. m. Diese Artenliste weist also auf einen ziemlich ausgeprägt mesophilen Charakter hin.

Aber selbst auf der sonnigen Bergtrift (Bergheide), die sich vor allem durch das Überwiegen hochwüchsiger Stauden über die Gräser von der Bergwiese unterscheidet, tritt *I. spuria* in Siebenbürgen und im Banat auf und zwar sogar in Begleitung von *Iris variegata*! Nur einige Arten dieser „Dazischen Bergtrift", wie sie Hayek nennt, seien genannt: *Andropogon Ischaemum*. *A. Gryllus*, *Festuca valesiaca*, *Bromus fibrosus*, *B. bascensis*, *Tunica prolifera*, *Erysimum canescens*, *Isatis praecox*, *Linum*-Arten, *Peucedanum longifolium*, *Onosma virescens*, *Thymus comosus*, *Satureia Calamintha* und *S. hungarica*, viele *Verbascum*-Arten, *Melampyrum barbatum*, *Inula cordata* und *I. bifrons*, *Carduus candicans*, *Serratula radiata* und *nitida*, *Echinops ruthenicus* und *E. banaticus* und viele andere. Auf der Matra wird *Iris spuria* auf solchen Triften besonders von *Eryngium planum* begleitet. Auf dem Billak in der Gegend von Hermannstadt wächst sie zusammen mit *Delphinium fissum*, *Rapistrum perenne*, *Linum nervosum*, *L. flavum* und *L. tenuifolium*, *Phlomis tuberosa*, *Veronica spicata*, *Inula germanica*, *I. ensifolia*, *Jurinea transilvanica*, *Cirsium pannonicum* und *Centaurea variegata*. Es erscheint geradezu unglaublich, daß eine Art, die im *Phragmitetum commune* gedeiht, auch in dieser Gesellschaft überhaupt fortkommen kann. Die Anpassungsfähigkeit der *Iris spuria* ist geradezu unübertrefflich.

In Kultur verlangt *Iris spuria* als einzige *Apogon*-Art kalkhaltigen Boden.

Wurzelwerk: Das Wurzelwerk von *I. graminea* wurde von Draheim (42.) eingehend untersucht. Er fand die Triebwurzeln lang und verhältnismäßig dick. Dadurch können sie die Funktion als Reservestoffspeicher vom Rhizom übernehmen, welches vorwiegend holzig ist und daher nicht viel Reservestoffe aufzunehmen imstande ist. An den langen tiefgehenden Langtrieben stehen nicht sehr dicht verzweigte Seitenwurzeln. Die Langtriebe dienen nicht allein der Absorption, sondern jedenfalls nachträglich auch der Befestigung, da sie auch später noch stehen bleiben, wobei sie ein drahtartiges Aussehen bekommen. In der Jugend sind sie etwas kontraktil. Diese Kontraktilität scheint aber nur eine Maßnahme zum Festdrücken des Rhizomes zu sein, da der Wurzelstock selbst imstande ist, in die Tiefe zu wachsen. Wurzelhaare sind namentlich an jungen Langtrieben stark entwickelt, aber auch in genügender Zahl an den Seitenwurzeln. Eine Ausscheidung konnte Draheim an alten Wurzeln nicht wahrnehmen. Er nimmt an, daß sie zwar vorhanden, jedenfalls aber nur sehr gering sein dürfte. Junge Wurzeln besitzen in der Spitze Stärke. Bei alten ist hingegen eine Metakutis ausgebildet. Der ganze Bau des Wurzelsystems erscheint m. E. deutlich in Zusammenhang mit den hauptsächlichsten Standorten in lichten Wäldern, Gebüschen usw. zu stehen. Die an Ausscheidung armen, aber reichlich mit Wurzelhaaren versehenen Wurzeln können in Humusboden leicht Nahrung aufnehmen, das Tiefgreifen der Langtriebe weist auf gute Bodendurchlüftung hin.

Über das Wurzelwerk von *I. spuria* liegen nicht viele Angaben vor. Nur Raunkiär (154.) weist auf die außerordentlich starke Verdickung der Zellwände der Endodermis und der darunter liegenden Zellen hin, die aber erst bei älteren Wurzeln zu beobachten ist. (Fig. 660.) Da in Dänemark die Art in Moorwiesen auftritt, darf man wohl annehmen, daß auch die von Raunkiär untersuchten Wurzeln von Pflanzen solcher Standorte herrühren. Die Ausbildung einer so starken Endodermis kann also keine Reaktion auf trockene Standorte sein, sondern ist wohl am besten als Maßnahme zur Verfestigung der Wurzel anzusehen, damit diese

nach dem Absterben noch längere Zeit als Haftorgan erhalten bleiben kann. Bei der außerordentlichen Verschiedenartigkeit der Standorte dürfte zur vollständigen Klarlegung der Bewurzelungsverhältnisse m. E. überhaupt die Untersuchung von Pflanzen eines Standortes nicht genügen. Es müßten zum mindesten Exemplare der extremsten Standorte, etwa Phragmitetum und Bergtrift untersucht werden. Leider stand mir solches Material nicht zu Gebote. Da jedoch die Kulturbedingungen für alle *Spuriae* die gleichen sind (Dykes 45.), darf man wohl auch große Ähnlichkeit der Verhältnisse mit *I. graminea* annehmen.

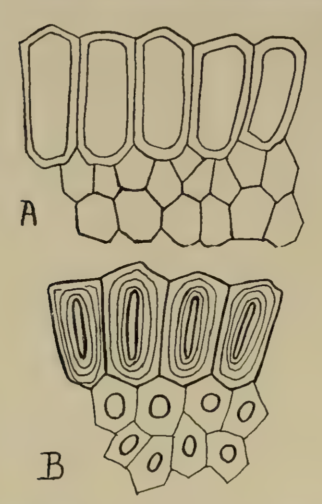


Fig. 660. A junge, B alte Endodermis von *I. spuria*. (Nach Raunkiär.)

Rhizom. (Fig. 661, 662.) Der nahe unter der Erdoberfläche flach verlaufende Wurzelstock der *Spuriae* ist viel zäher und holziger, dabei aber auch oft wesentlich dünner als bei den *Pogoniris*. Bei *I. spuria* fand ich ihn immerhin doch etwa 2,5 cm dick; man konnte hier auch deutlich eine Gliederung in Jahresabschnitte feststellen. Hingegen fand ich bei *I. graminea* einen nur etwa 8 mm starken Wurzelstock, an dem eine solche Gliederung nur sehr undeutlich erkennbar war. Die Rhizome der *Spuriae* sind infolgedessen, wie Dykes (45.) feststellt, wenig widerstandsfähig, wenn sie aus der Erde genommen werden, und vertrocknen sehr rasch. Das ganz dünne *I. graminea*-Rhizom ist infolgedessen auch zum Reservestoffspeicher wenig geeignet. Bei beiden Arten, namentlich bei *I. graminea* ist der Wurzelstock außerordentlich stark verzweigt. Abgesehen von der notwendigen Verzweigung bei Entwicklung eines terminalen Blütenstengels, treten auch zahlreiche Seitenknospen in Entwicklung (Fig. 662b). Hiebei treibt jede Verzweigung gleich beim

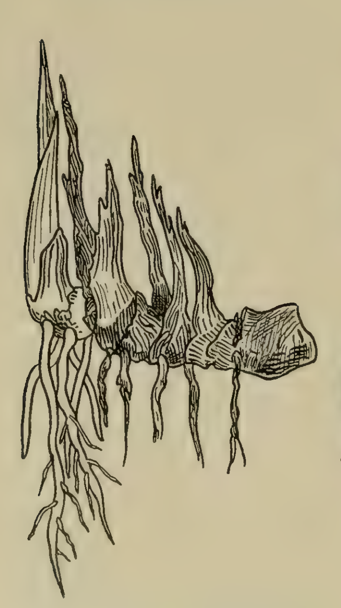


Fig. 661. *I. graminea*, Rhizom im Spätherbst mit jungem Trieb. (Original B.)



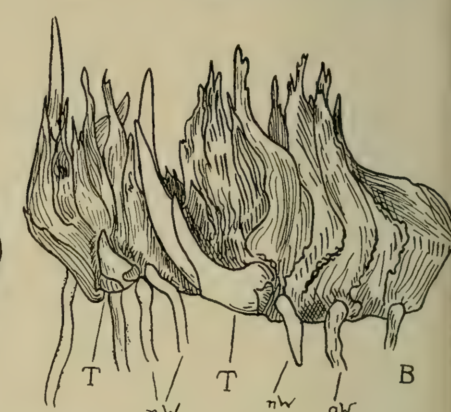


Fig. 662. *I. spuria*, Rhizom. A im Herbst mit noch einigermaßen erhaltenen Blättern, B bei Beginn des Triebes mit Seitentrieben T, nW = neue, aW = abgestorbene Wurzeln. (Original B.)

Austreiben der Knospe noch aus dem im Mutterrhizom steckenden Teil eine oder mehrere Wurzeln; so daß das alte Rhizom an der Basis des Seitentriebes eine junge Wurzel unter den alten, abgestorbenen trägt. Die dichtrasig stehenden zahlreichen Blätter werden gegen das Rhizom zu allmählich immer dünner, um dann sich plötzlich zu einer weiten Scheide auszubreiten, die den Wurzelstock von oben umfaßt. Diese Verschmälerung mit der weiten Scheide gibt dem Wurzelstock der *Spuriae* sein charakteristisches Gepräge, wenn die Blätter abgestorben sind. Die Blätter vermodern nämlich nur bis zu dem verschmälerten Teil; dieser und die Scheide bleiben stehen und lösen sich, im Gegensatz zu den Blattresten von *I. Pseudacorus* und *I. sibirica*, nicht in Fasern auf, sondern bleiben infolge vollständiger Verholzung lange Zeit als harte, lederartige Schuppen, die namentlich bei *I. spuria* mit den Rändern übereinandergreifen, stehen. Da nicht nur die Scheide, sondern auch der anschließende enge Blatteil der Verrottung lange Zeit widersteht, ragen diese Blatteile kammartig über den Rücken des Wurzelstockes empor. Besonders kräftig ist dieser Schuppenpanzer bei *I. spuria*. Mit den Blättern zugleich sterben auch die Wurzeln ab, bleiben aber zunächst als Haftorgane noch zähe. Das vorjährige Rhizomglied ist meist noch ziemlich frisch, hell bräunlichweiß, die älteren hingegen samt ihren Scheiden dunkelbraun. Sobald der neue Trieb sich zu entwickeln beginnt, treibt er zunächst einige neue Wurzeln aus und zwar nahe seiner Basis. Die ersten zwei oder drei Blätter haben noch ausgesprochenen Scheidencharakter und sind fast rein weiß. Erst die weiteren Blätter sind grün.

Stengel: Der wie bei allen Schwertlilien als terminale Verlängerung des Wurzelstockes entspringende Stengel ist bei *I. graminea* gar nicht, bei *I. spuria* höchstens wenig verzweigt. Bei beiden Arten ist er beblättert, sonst aber ziemlich verschieden. Während er nämlich bei *I. spuria* fast stielrund und steif-aufrecht ist, hat *I. graminea* einen schwächeren Stengel, der durch starke seitliche Abplattung und Flügelbildung zweischneidig, fast grasartig wird. Die Abplattung erfolgt senkrecht zur Blattstellungsebene. Infolge der ebenfalls flachen Stengelblätter erscheint der Stengel noch flacher als er ohnehin ist. Im Querschnitt (Fig. 663) ist ein ovaler Sklerenchymring von kleinen, dickwandigen, stark verholzten Zellen zu erkennen, der an den Seiten der Abplattung nur etwa 3—4 Zellschichten unter der Epidermis beginnt, und die Flügel des Stengels als dreieckige Gewebsflächen frei läßt. In der Mitte der Flügel verläuft je ein sehr kleines Gefäßbündel, dessen Siebteil von einem kleinen, aber stark verholzten Sklerenchymbogen versteift wird. Innerhalb des Sklerenchymringes liegen zahlreiche Gefäßbündel, deren äußerste mit dem Siebteil an den mechanischen Ring anschließen. Die übrigen liegen in zwei oder mehr unregelmäßigen Kreisen, die bis in die zentrale Region reichen, so daß keinerlei Hohlraum freibleibt. Namentlich die Bündel der inneren Kreise sind auffallend breit und besitzen einen sehr großen Siebteil, der halbmondförmig von den Gefäßen umfaßt wird. Mechanische Elemente fehlen diesen Bündeln vollständig, doch sind die Gefäße stark verholzt. Der Sklerenchymring ist gegen die Flügel zu oft etwas unterbrochen, offenbar um einen Stoffwechsel nach dieser Zone zu ermöglichen, nach Art der Durchlaßzellen. Die kleinen Epidermiszellen besitzen eine leicht ver-

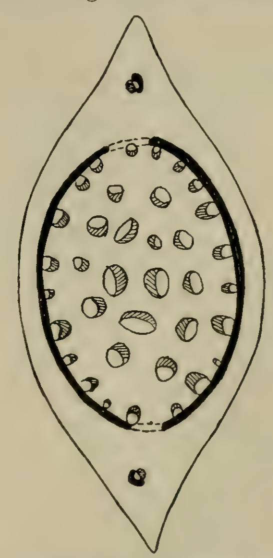


Fig. 663. *I. graminea*, Stengelquerschnitt. Xyleme schraffiert, Sklerenchym voll schwarz. An den punktierten Stellen ist der Sklerenchymring unterbrochen. (Original B.)

dickte Außenwand. Vielfach wird die Epidermis durch versenkte Spaltöffnungen durchbrochen. (B.)

Bei *I. graminea* wird der Stengel sowohl von den Grund- als auch von den Stengelblättern weit überragt, so daß die Blüten tief in dichten Blattbüscheln verborgen liegen. Im Gegensatz hiezu überragt der Stengel von *I. spuria* die Grundblätter um ein bedeutendes Stück. Auch von den Stengelblättern erreicht bei der typischen (östlich-mitteleuropäischen) Form, die auch als *I. subbarbata* Joó bezeichnet wurde, keines den Blütenstand, da das letzte Stengelinternodium stark gestreckt und dadurch länger als das oberste Stengelblatt ist. Nur bei der sonst der typischen *I. spuria* gleichen dänischen Form (*I. spuria f. danica* Bern. et Janch.) erreicht das oberste Stengelblatt das Blütenbüschel. Dies ist eines der wesentlichen Unterscheidungsmerkmale der echten *I. spuria* L. von der mit ihr häufigst verwechselten *I. spathulata* Lam., bei der das oberste Stengelblatt den Blütenstand stets sehr gut erreicht, ja das letzte Stengelinternodium oft um das Doppelte überragt. Letztere Form tritt in Mitteleuropa jedoch überhaupt nicht auf, sondern ist auf Westeuropa beschränkt[1]). Auf andere Unterscheidungsmerkmale kommen wir noch zu sprechen.

Blätter. Die Grundblätter, wie auch die viel kürzeren Stengelblätter sind bei *I. spuria* ziemlich steif aufrecht-abstehend, schmal-lineal, etwa 5—12 mm breit, tiefgrün und beiderseits grau bereift. Die Stengelblätter unterscheiden sich von den Grundblättern durch die stark entwickelte Scheidenpartie, die bei den oberen Blättern fast das ganze Blatt einnimmt, so daß der Spreitenteil nur ganz kurz bleibt. In dem, im Verhältnis zur Breite sehr dünnen Spreitenteil liegen einander je zwei gleichartige Gefäßbündel gegenüber, wobei stets ein großes und kleines Bündel abwechseln. Namentlich die Hauptbündel tragen starke Versteifungen am Phloem, die sich als vorspringende Leisten außen bemerkbar machen. Auch in den Kanten befinden sich Versteifungen (Arber 3.). Auch sonst sind die Blätter durchaus normale, wenn auch schmale *Iris*-Blätter. Im Spätsommer sterben sie bereits ab.

Eine auffallendere Abweichung zeigen hingegen die Blätter der *I. graminea*. Diese stehen niemals ganz aufrecht, sondern hängen mit der Spreite etwas über, so daß sie, obwohl anatomisch ensiform, doch physiologisch als dorsiventral erscheinen. Diese Dorsiventralität macht sich auch äußerlich am Blatt insoweit deutlich bemerkbar, als die Oberseite glänzend grün, wie poliert aussieht, während die Unterseite dunkler grün, matt, und etwas grau überlaufen ist. Anatomisch macht sich diese Dorsiventralität aber nicht geltend. Die Blätter haben ganz den typischen Bau mit gegenüberliegenden Gefäßbündelpaaren, die durch kleinzelliges Parenchym verbunden sind und nach außen mit vorspringenden stark verholzten Sklerenchymleisten abschließen. Zwischen den Bündelpaaren befinden sich aber keine Lakunen, sondern ein großzelliges Parenchym. Auffallend sind die Blattkanten. Diese werden erfüllt von einer mächtigen, unverholzten Bastgruppe. (Fig. 664.) Die Epidermiszellen besitzen hier eine außergewöhnlich starke Kutikula, und die der Kante am nächsten liegenden sind zum Teil birnenförmig vergrößert und springen als mächtige, dickwandige und verholzte Zähne mit dicker Kutikula vor. In den Dimensionen variieren die Blätter der *I. graminea* ziemlich stark, von etwa 50 bis 70 cm Länge und von ganz geringer (etwa 7 mm) bis zu 25 mm Breite. Wenn sie auch schon zur Blütezeit die Stengel weit überragen, so erfahren sie noch nachträglich eine sehr starke Längenentwicklung, und sehen dann infolge der geringen Dicke und der überhängenden Blattspreite überaus grasähnlich aus. Die Stengelblätter — von den Spathablättern abgesehen — gleichen den Grundblättern außerordentlich; sie besitzen ebenfalls eine wohlausgebildete Spreite.

---

[1]) Vergl. Bernátsky-Janchen, 24. — Die Abb. für *I. spuria* in Hegi, Fl. Mitteleuropa, II., S. 295, ist ebenfalls keine *I. spuria*, sondern eine typische *I. spathulata*!

Lebensgeschichte

der

Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Begründet von

DR. O. VON KIRCHNER †
Professor der Botanik an der Landw. Hochschule Hohenheim

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der Eidgen. Techn. Hochschule Zürich.

Fortgeführt von

DR. W. WANGERIN
Professor der Botanik an der Techn. Hochschule Danzig-Langfuhr

DR. C. SCHRÖTER
Alt-Professor der Botanik in Zürich.

Lieferung 45.

Band I, 3. Abteilung, Bogen 63—68: Iridaceae (Forts.). **Mit 88 Abbildungen.**
(Von F. Buxbaum.)

STUTTGART 1933.
Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.
Printed in Germany

Aber selbst von den Spatha-Blättern ist bei *I. graminea* das untere oft bedeutend verlängert und ausgesprochen laubblattartig mit stark entwickelter Spreite. Meist ist es lineal-lanzettlich und dem oberen Spathablatt gleich und nur selten sind beide lanzettlich. Entweder sind die Blätter laubartig, d. h. ganz grün, seltener

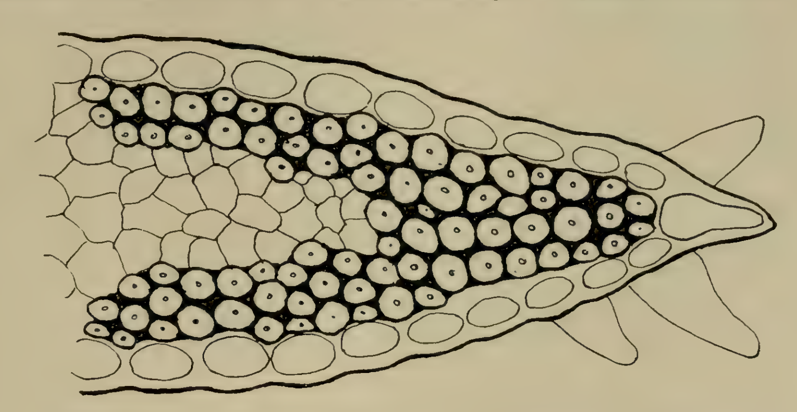


Fig. 664. *I. graminea*, Blattkante im Querschnitt (Original B).



Fig. 665. *I. graminea*, verschiedene Spathatypen. (Nach Dykes.)

mehr oder weniger hautrandig. Sonderbar ist der Umstand, daß oft an ein und demselben Stock die verschiedensten Ausbildungsformen der Spathablätter vom hautrandigen typischen Hochblatt bis zum grünen, laubblattartigen Blatt mit langer Spreite (Fig. 665a—c) vorkommen.

Bei *I. spuria* sind die Hochblätter stets schon zur Blütezeit mit einem besonders an der, bald zerschleißenden, Spitze starken Hautrand versehen, was ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal gegenüber *I. spathulata* ist, deren Spathen zur Blütezeit noch ganz grün sind. Sie sind bei *I. spuria* kurz zugespitzt.

I. Pseudocyperus besitzt viel kräftigere Blätter als der Typus *I. graminea*, die zur Blütezeit etwa doppelt so lang sind als der 6 dm hohe Stengel. Sie sind, im Gegensatz zum Typus, starr und auf beiden Seiten graugrün. Genaueres war der Literatur nicht zu entnehmen. Die Blätter scheinen sich mehr denen von *I. spuria* anzugleichen, als denen von *I. graminea*.

Blütenstand. Am einfachsten ist der Blütenstand bei *I. graminea*, deren beide Spathablätter in der Regel nur ein bis zwei ziemlich langgestielte Blüten tragen. Auch die var. *Pseudocyperus* besitzt meist nur 1- bis 3-blütige Blütenstände. Hingegen sind *I. spuria* und ihre vielen Formen meist mehrblütig. Dykes (45, 46), dem die klärende Untersuchung Bernátskys und Janchens (24.) unbekannt

geblieben zu sein scheint, gruppiert die Formen der Gesamtart in drei Blütenstandstypen. Der erste Typus trägt nur eine terminale Spatha mit etwa 2 Blüten. Der zweite Typus besitzt außer der zweiblütigen Endspatha noch ein bis zwei „Blütenbüschel" („Heads of flowers"), womit offenbar seitliche Spathen gemeint sind. Diese sind so weit voneinander entfernt, daß die Internodien des Stengels dazwischen zu sehen sind. Der Typus III endlich sieht dem zweiten ähnlich, doch ist der Stengel so gedrungen, daß die Internodien ganz verdeckt sind.

Wenn auch für den zweiten Typus nur die dänischen Inseln, eine Stelle in den Mooren von Lincolnshire und „vielleicht Algerien" angegeben werden, so liegt doch auf der Hand, daß nur unsere echte *I. spuria*, also die östlich-mitteleuropäische Art gemeint sein kann. Das stimmt auch insoweit mit den Dykesschen Angaben überein, als er für die Typen I und III namentlich französische Standorte angibt.

Die seitlichen Blüten sind oft so dicht an den Stengel angepreßt, daß sie übereinander unmittelbar aus dem Hauptschaft zu entspringen scheinen.

Blüte. Überaus charakteristisch ist für die Blüte der *Spuriae* die Form des Fruchtknotens. Dieser verdickt sich aus einem mehr oder minder dreikantigen Blütenstiel allmählich, um im flachen Bogen sich wieder, meist ebenso allmählich in eine schnabelartige Verlängerung, in der sich keine Samenanlagen mehr befinden, zu verengen. Aus diesem Schnabel erweitert sich dann unvermittelt glockenförmig oder pokalartig die kurze, aber weite Perigonröhre. Überdies ist der Fruchtknoten aber noch charakterisiert durch je zwei, oft breit flügelartige Leisten an jedem Fruchtknotenfach, durch die er bei *I. spuria* sechsleistig, bei *I. graminea* sogar breit sechsflügelig wird. (Fig. 666.)

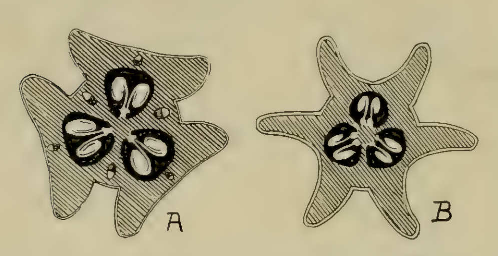


Fig. 666. Querschnitt durch den Fruchtknoten A bei *I. spuria* B. bei *I. graminea*. (Nach Hegi.)

Anscheinend unter den mitteleuropäischen *Iris*-Arten auf die *Spuriae* allein beschränkt ist die überaus interessante circumflorale Ausscheidung großer Nektartropfen an der Außenseite der Blumenkronröhre. Wenigstens konnte sie bisher weder an irgend einer *Pogoniris* noch an *I. Pseudacorus* oder *I. sibirica* beobachtet werden. Sprengel (**174.**) war der erste, der — an *I. Xiphium* — eine Tröpfchenausscheidung an der epigynischen Perigonröhre beobachtete. Später beobachtete sie Kurz (**107.**) an *Iris graminea* und *I. halophila*. Haupt[1]) beobachtete Nektarausscheidung an *I. Gueldenstädtiana* Lep. Delpino (**33.**) beobachtete an einer nicht näher genannten *Iris*-Art starke Nektarausscheidung nach außen, glaubt sich aber zu erinnern, daß trotzdem Ameisenbesuch selten war, obwohl zahlreiche andere Insekten angelockt wurden. Dennoch führt er später[2]) *Iris foetidissima* als myrmecophil an. Genauere Untersuchungen an *I. graminea*, *I. spuria*, *I. spathulata* und Gartenformen der Apogongruppe liegen von L. Linsbauer[3]) vor. Er beobachtete Ameisenbesuch an der Außenseite der Blüten, der den ausgeschiedenen Nektartröpfchen galt. Diese werden nach seinen Beobachtungen an dem oberen, erweiterten Teil der epigynischen Blumenkronröhre ausgeschieden und zwar nach L. Linsbauers Mitteilung in kleinen grubenförmigen Vertiefungen meist an dem

[1]) Haupt, Zur Sekretionsmechanik d. extrafloralen Nektarien (Flora XC., 1902, S. 1—41).

[2]) Delpino, Nuove specie myrmecophile. R. acad. dell. sc. fisiche u. mathem. di Napoli, S. 6—7.

[3]) Kurze Notiz in Sitzber. Zool. Bot. Ges. Wien 1897 und briefliche Mitteilungen.

Teil der Perigonröhre, der von den inneren Perigonblättern gebildet wird (Fig. 667). Bei *I. spuria* erfolgt die Sekretion auch unter den äußeren Perigonabschnitten. Häufig beobachtete L. auch, daß von jedem inneren Perigonblatt an der Röhre zwei symmetrisch zur Mittellinie des Blattes liegende Nektartröpfchen ausgeschieden werden (Fig. 668). Ich selbst fand häufig bei *I. graminea* beiderseits dicht oberhalb des Nektargrübchens je einen kleinen Höcker, der unmittelbar



Fig. 667. *I. graminea*, zirkumflorale Nektarausscheidung, N = Nektartropfen. (Originalaufnahme L. Linsbauer.)

Fig. 668. *I. spathulata* (= *S. spuria* sensu latiore). Zirkumflorale Nektartropfen; auf einer Fläche ein in der Mediane liegender Tropfen (—➤), auf der anderen zwei, neben der Mediane liegende (⇉). (Originalaufnahme L. Linsbauer.)

steil in das Grübchen abfällt. Unter diesen Höckern tritt je ein Gefäßbündel auffallend nahe an die Epidermis heran und steht mit dieser durch einige wenige Schichten sehr kleiner dichtgelagerter Zellen in Verbindung. Die Epidermis selbst ist hier viel kleinzelliger als an den übrigen Teilen der Perigonröhre. Demnach scheint mir gerade an dieser Stelle das eigentliche Sekretionsgewebe zu liegen. Da sich an der Spitze des Höckers jedoch ein Tropfen schwer halten kann, fließt wohl das Sekret sofort bei Ausscheidung in das Grübchen ab, wo es sich leicht zu einem Tropfen ansammeln kann. Sind die Höcker aber nicht oder nur schwach ausgebildet, so können die Tropfen gleich an der Sekretionsstelle zur Ansammlung kommen, wodurch sich das Auftreten zweier symmetrisch zur Mittellinie gelegener Tropfen erklären ließe. Unter dem Grübchen konnte ich auffallende Gefäßbündel in der Epidermisnähe nicht feststellen, ebensowenig ein Gewebe, welches als Drüsengewebe in Frage käme. Da ich jedoch nur Alkoholmaterial zur anatomischen Untersuchung zur Verfügung hatte, wäre immerhin auch die Möglichkeit noch offen, daß in den Fällen, in denen der Tropfen im Grübchen selbst liegt, das Drüsengewebe eben dort sich befindet, wenngleich mir eine derartig variable Lage nicht eben wahrscheinlich vorkommt. Dafür sprechen würde die Lupenbeobachtung L. Linsbauers, daß der Tropfen direkt herausgepreßt wird, wie er vermutet aus Wasserspalten, obgleich ich solche nicht feststellen konnte. Durch Versuche an abgeschnittenen und längsgespaltenen Blüten konnte auch L. Linsbauer feststellen, daß das aktive Gewebe in der Perigonröhre selbst zu suchen und von lokal sehr beschränkter Ausdehnung ist.

Schon in der ausreifenden Knospe ist das Nektargrübchen deutlich ausgebildet. Die Sekretion beginnt, sobald sich die Knospe aus den Hüllblättern hervorschiebt, und dauert noch an, wenn die Perigonblätter sich schlaff einzurollen beginnen. Erst wenn die Narbenlappen zu welken beginnen, endet die Nektarausscheidung. Anfangs ist das Sekret wässerig, wird aber später klebrig und fadenziehend, vermutlich dadurch, daß infolge fortdauernder Ausscheidung der Zuckerlösung und gleichzeitiger Wasserverdunstung die Konzentration sich allmählich steigert. Rohrzucker, Dextrose, Lävulose und oft reichlich Kaliumsalze wurde in je nach der Art wechselndem Mischungsverhältnis nachgewiesen. Nach Abwischen oder Abwaschen des Tropfens erfolgt die Neubildung in überraschend kurzer Zeit, oft innerhalb einer Minute. Demnach handelt es sich hier um ein aktives Herauspressen des Saftes wie bei einer Hydathode und nicht, wie Wilson[1]) bei anderen Nektarien nachwies, um eine osmotische Saugwirkung zuerst ausgeschiedener, osmotisch wirksamer Substanzen, da sonst nach dem Abwaschen wenigstens ein längerer Stillstand der Sekretion eintreten müßte. Für die aktive Auspressung spricht fernerhin auch der offensichtliche Zusammenhang mit dem Wassergehalt des Bodens. So kommt es bei Freilandexemplaren nicht selten vor, daß die Tropfenbildung ausbleibt, jedoch sogleich eintritt, wenn der abgeschnittene Blütenstengel einige Zeit im Wasser steht. Im trockenen Jahr 1931 fand L. Linsbauer (briefl. Mitteilung) weder Sekretion noch Ameisenbesuch an *Iris graminea*, auch nicht an Stöcken, die sonst immer deutliche Nektarausscheidung zeigten.

Ob ein Zusammenhang zwischen der äußeren und inneren Nektarsekretion besteht, bleibt noch zu untersuchen. Ebenso ist auch die biologische Bedeutung der circumfloralen Nektartropfen noch nicht entschieden. Delpino nimmt zwar an, daß die Nektartropfen Ameisen zum Schutze der Blüten anlocken sollen, doch beobachtete L. Linsbauer, daß der weichleibige Käfer *Telephorus fuscus* trotz der Anwesenheit von Ameisen die Umgebung der Nektarien benagte. Überdies fand ich selbst nicht selten auf von Ameisen stark besuchten Blüten von *I. graminea*

[1]) Wilson, W., The cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries. Untersuch. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I., 1881.

auch Rosenblattläuse, die möglicherweise von den Ameisen selbst herbeigeschleppt werden, was auf anderen Pflanzen ja häufig beobachtet wurde.

Schließlich möchte ich noch bemerken, daß ich, aufmerksam gemacht durch starken Ameisenbesuch bei einer, der *I. spuria* nahestehenden asiatischen Art eine starke Ausscheidung eines ziemlich stark süßschmeckenden Nektars sogar an der Außen- und Innenfläche von Hochblättern, in denen die Knospen noch gänzlich verborgen waren, bemerkte. (B.)

Den Aufblühvorgang (Fig. 669) konnte ich an *I. graminea* beobachten. Die aufblühreife Knospe zeigt außer dem Hals des Fruchtknotens unterhalb der pokalförmigen Perigonröhre noch zwei leichte Einschnürungen, die eine dicht ober der Perigonröhre, und eine zweite, schwächere an der Stelle, an der der Endlappen der äußeren Perigonabschnitte von deren geradem Teil abgesetzt ist. Die äußeren Perigonabschnitte liegen so übereinander, daß zwei von ihnen einander mit einem Rand übergreifen, der dritte dann über die noch freien Ränder übergreift. Zu Beginn des Aufblühens weichen zunächst nur die Spitzen der Endlappen etwas auseinander. Kurz darauf setzt bereits eine leichte Krümmungsbewegung an der Basis der äußeren Perigonabschnitte ein, so daß diese nun spitz trichterförmig auseinandertreten. Im Innern der Blüte erscheinen nun die drei steil aufrechten Griffeläste, die noch von den etwas kürzeren inneren Perigonabschnitten umfaßt und aufrecht erhalten werden. Die Endlappen der Griffeläste sind gleichfalls noch gerade aufrecht, wobei sie aber schon in diesem Zustand nicht mehr mit dem Innenrand übereinander greifen. Die Narben stehen noch aufrecht und sind dicht den Endlappen angepreßt. In langsamer Krümmungsbewegung, nur an der Basis, legen sich nun allmählich die äußeren Perigonabschnitte horizontal, so daß sie an ihrer Basis einen scharfen Winkel mit der Blumenkronröhre bilden; selbst der Endlappen bleibt noch mehr oder weniger horizontal ausgestreckt. Die Griffelschenkel biegen sich zwischen den auseinanderweichenden Standarten infolge einer längs des ganzen Rückens erfolgenden Krümmungsbewegung nach außen und abwärts. Dadurch, daß hier die Krümmung längs der ganzen Rückenfläche gleichmäßig erfolgt, bilden die Griffeläste schließlich einen gleichmäßig nach oben gewölbten Bogen. Da die Ränder jedoch im Wachstum zurückbleiben, erfolgt auch im Querschnitt eine Wölbung nach oben. An den Endlappen hingegen erfolgt eine Aufwärtskrümmung, so daß sie schließlich nach oben und rückwärts gedreht sind.

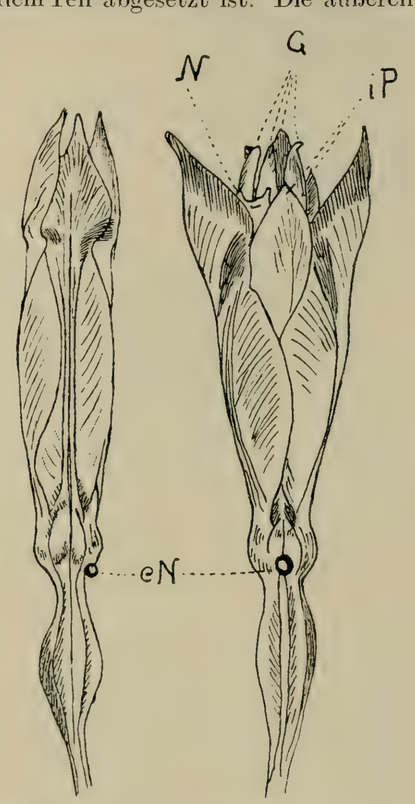


Fig. 669. *I. graminea.* Aufblühvorgang. G = Endlappen der Griffeläste, N = Narbe, iP = innere Perigonabschnitte, eN = äußere Nektartropfen. (Original B.)

Außer durch einen leichten, aber angenehmen Duft, der meist als frucht- oder pflaumenartig, nur von Knuth (**102.**) als honigartig bezeichnet wird, besitzt die Blüte von *I. graminea* durch ihre auffallend bunte Färbung eine gute Lockwirkung. (Fig. 670.)

Der an der dicksten Stelle, d. i. etwa in seiner Mitte samt den Flügeln 8 mm dicke Fruchtknoten ist hellgrün, ebenso die kurze kesselartige Perigonröhre, auf der sich die Flügel des Fruchtknotens als sechs leicht vorspringende, abgerundete Kanten fortsetzen. Außen ist sie etwa 4 mm hoch bei rund 7 mm Durchmesser; ihr Innenraum ist jedoch nur 4 mm weit und 2,5 mm tief und wird von dem, ebenfalls nur 2,5 mm langen, stumpf dreikantigen verwachsenen Teil des Griffels bis auf einen kleinen Raum erfüllt. Die äußeren Perigonblätter, die fast genau in einer Horizontalebene ausgebreitet liegen, sind ihrer Länge nach rinnenförmig aufgebogen, nur der infolge der Geigenform des Blattes deutlich abgegrenzte Endlappen ist mehr ausgebreitet und infolgedessen mehr löffelförmig konkav. Das ganze Perigonblatt ist 36—41 mm lang und, ausgebreitet 10—19 mm breit. Etwa 25 mm der Gesamtlänge fallen auf den rinnenförmigen Teil, der Rest auf den etwa 8 mm breiten Endlappen. Im natürlichen, aufgebogenen Zustand sind die Ränder

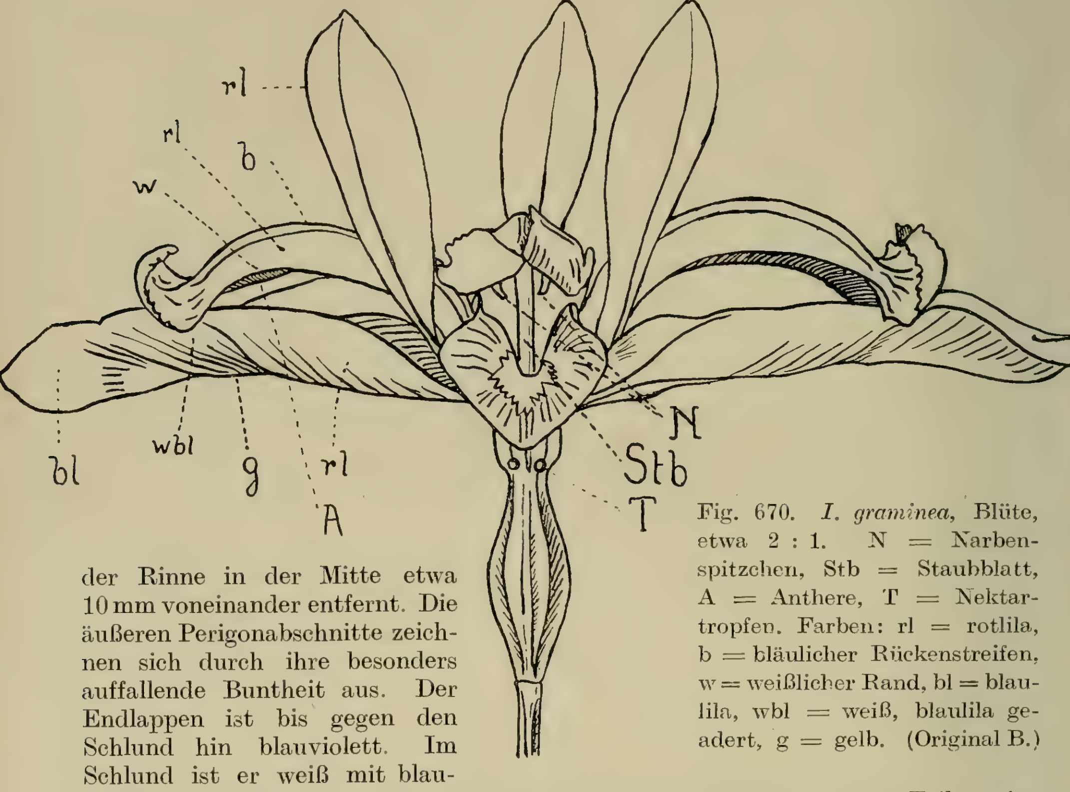


Fig. 670. *I. graminea*, Blüte, etwa 2 : 1. N = Narbenspitzchen, Stb = Staubblatt, A = Anthere, T = Nektartropfen. Farben: rl = rotlila, b = bläulicher Rückenstreifen, w = weißlicher Rand, bl = blaulila, wbl = weiß, blaulila geadert, g = gelb. (Original B.)

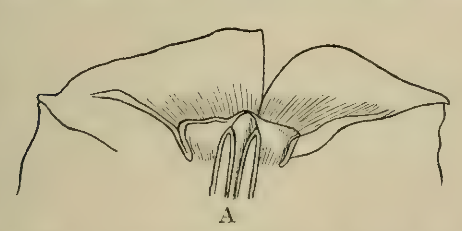
der Rinne in der Mitte etwa 10 mm voneinander entfernt. Die äußeren Perigonabschnitte zeichnen sich durch ihre besonders auffallende Buntheit aus. Der Endlappen ist bis gegen den Schlund hin blauviolett. Im Schlund ist er weiß mit blauvioletter Aderung. Dann folgt, schon am Anfang des rinnenförmigen Teiles, eine gelbliche Zone, und endlich die Seitenflügel der Rinne sind rotviolett. Gegen die Perigonröhre zu zeigt sich außen ein grünlicher Kiel. Die gleichmäßig rotvioletten, ungezeichneten Standarten stehen aufrecht oder etwas nach außen hin gespreizt, neigen aber nicht helmartig zusammen. Sie sind eilänglich, insgesamt etwa 30—32 mm lang und 10—13 mm breit, im unteren Teil stielartig, in einen etwa 8 mm langen Nagel verengt und der Länge nach gefaltet; auch der obere Teil ist nicht ganz flach, sondern etwas nach außen gewölbt. Die Griffelschenkel endlich sind tief rotviolett, am Rücken gekielt, mit einem verlaufenden blauvioletten Rückenstreifen. Gegen die Ränder zu wird das Rotviolett heller, der äußerste Rand ist weißlich. Sie sind, abgesehen von den beiden nach oben und rückwärts

gerollten Endzipfeln, etwa 37—41 mm lang (längs der Wölbung gemessen) und 12 mm breit, überspannen aber infolge ihrer starken Krümmung nur etwa 27 mm, das heißt sie bedecken gerade den rinnenförmigen Teil der Unterlippen, lassen jedoch seitlich einen großen Zwischenraum frei. Der vordere Eingang in den Rachenraum unter der Anthere ist verkehrt dreieckig (Fig. 671), etwa 6 mm hoch und oben 5 mm breit. Man sieht an einer älteren Blüte darin zwei vorspringende Hörnchen, die, charakteristisch für alle *Spuriae*, Teile des Narbenlappens sind. Der mittlere Teil des Narbenläppchens ist nämlich kurz, dafür sind seine beiden Seitenränder zu zwei hörnchenförmigen, bei älteren Blüten abwärts und etwas einwärts gekrümmten Vorsprüngen ausgezogen. In eben aufgegangenen Blüten sind diese Zipfel des Narbenläppchens der Länge nach zusammengefaltet und samt dem kurzen Mittelteil der Narbe nach oben, gegen die Endlappen des Griffelastes geklappt. Erst später neigen sie sich, ohne ihre Längsfaltung aufzugeben, nach unten, während der Mittelteil noch immer aufgeklappt bleibt. (Fig. 672 A.) Endlich breiten sich diese Falten aus, auch der Mittelteil der Narbe neigt sich abwärts und Mittelteil wie Seitenzipfel bieten ihre mit Narbenpapillen besetzte Vorder-(= Ober-)Seite dar. (Fig. 672 B.)



Fig. 671. *I. graminea*, einer der drei Blüteneingänge von vorne, aus dem Griffelschenkel und einem Perigonblatt gebildet. Rückwärts der Staubfaden, darüber der Gipfel der Anthere und der mittlere Teil des Narbenläppchens, daneben die beiden Narbenhörnchen. (Original K.)

Bis nahe an den Mittelteil der Narbe heran, ja mitunter sogar bis etwas über diesen ragt die Spitze der 15 mm langen, an einem 14 mm langen Staubfaden sitzenden Anthere. Sie ist schmutzig violett, der Staubfaden ähnlich, aber mehr rötlichviolett. Fast unmittelbar nach dem Erblühen entläßt die Anthere bereits ihren goldgelben Pollen. Da die Narbe jedoch erst viel später empfängnisreif wird, sind die Blüten also ausgeprägt protandrisch. Sowohl die pollenbedeckte Unterseite der Anthere, als auch das Narbenläppchen stehen etwa 7—8 mm über dem Boden der vom äußeren Perigonblatt gebildeten Rinne. Diese Größenverhältnisse entsprechen also etwa der Höhe einer Honigbiene, die auch tatsächlich als legitime Bestäuberin beobachtet werden konnte. Als Lockspeise wird ihr in dem Raume zwischen Perigonröhre und dem kurzen grünlichweißen Griffel reichlich Nektar geboten, den sie auch infolge der Kürze der Perigonröhre leicht ausbeuten kann. (**32.**, **107.**, **51.**, Kirchner Mskr. B[1].)



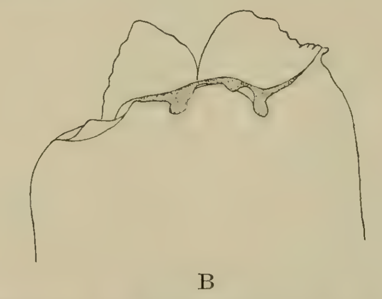


Fig. 672. *I. graminea*, Narbe; A Gipfel des Griffelastes mit Narbenläppchen und den zwei Narbenhörnchen, darunter der Gipfel der geöffneten Anthere, B = Narbenläppchen einer alten Blüte. (Original K.)

[1]) Ob Knuth (102) tatsächlich *I. graminea* beobachtet hat, muß aus verschiedenen Gründen angezweifelt werden, weshalb er auch an dieser Stelle nicht berücksichtigt wurde.

Die var. *Pseudocyperus* besitzt in allen Teilen größere, in der Färbung mehr trübviolette, ins gelbliche spielende Blüten. Entsprechend der größeren Dimension der Blüten dürften nicht Honigbienen, sondern eher Hummeln als legitime Bestäuber angesprochen werden, doch liegen diesbezügliche Beobachtungen überhaupt nicht vor.

Die Blüte der *Iris spuria* sens. lat. gleicht im Aufbau fast gänzlich der von *I. graminea*, von der sie sich jedoch durch die auffallenderen Standarten und den größeren, meist mehr oder weniger stark abwärtsgebogenen Endlappen der äußeren Perigonblätter unterscheidet. Der schnabelartige Teil des Fruchtknotens ist bei ihr länger, dadurch auch der ganze Fruchtknoten schlanker als bei *I. graminea*. Endlich ist der Nagel der äußeren Perigonabschnitte gewöhnlich nicht so straff horizontal ausgestreckt, sondern verläuft von der Basis gegen die Spitze mehr flach aufwärts. Im ganzen ist die Blüte weitaus auffälliger, was auch zu ihrer vielseitigen Verwendung als Zierpflanze Anlaß gab.

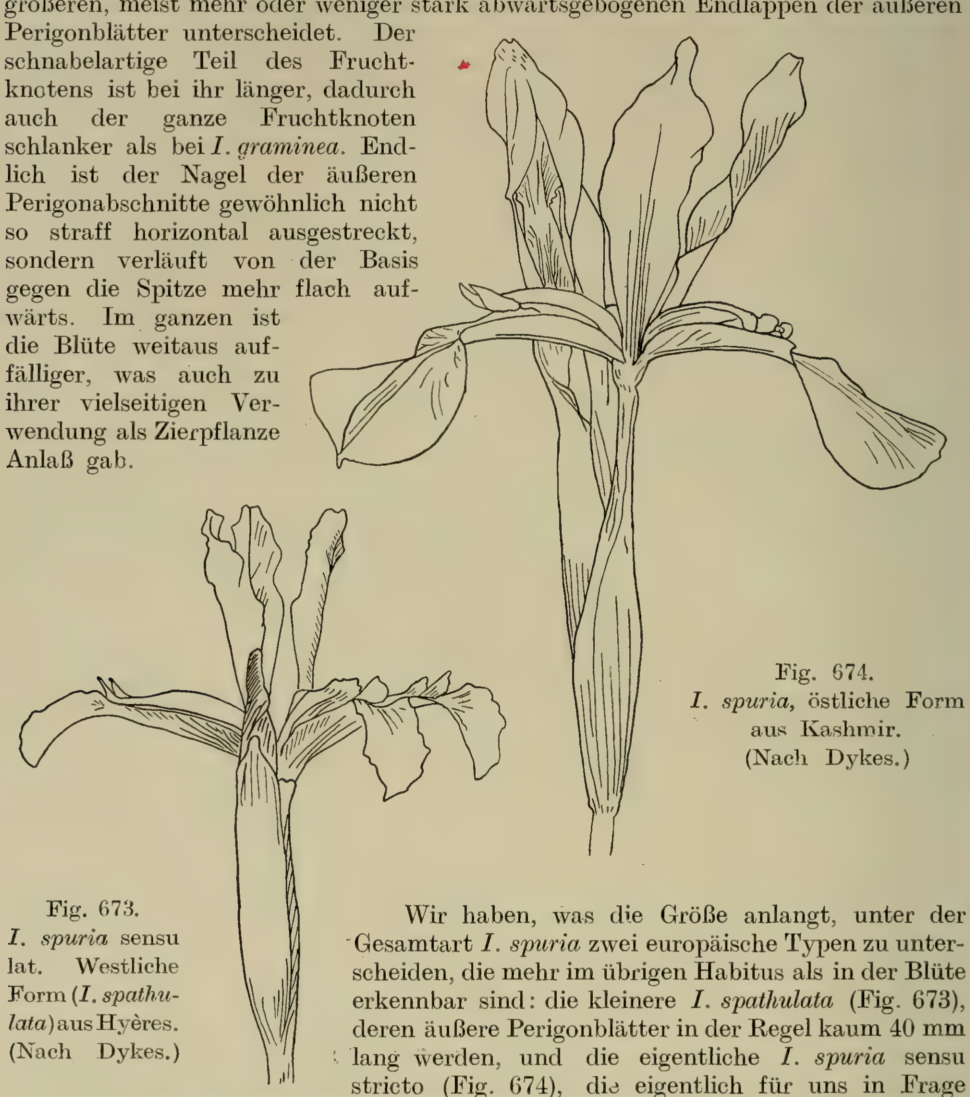


Fig. 674. *I. spuria*, östliche Form aus Kashmir. (Nach Dykes.)

Fig. 673. *I. spuria* sensu lat. Westliche Form (*I. spathulata*) aus Hyères. (Nach Dykes.)

Wir haben, was die Größe anlangt, unter der Gesamtart *I. spuria* zwei europäische Typen zu unterscheiden, die mehr im übrigen Habitus als in der Blüte erkennbar sind: die kleinere *I. spathulata* (Fig. 673), deren äußere Perigonblätter in der Regel kaum 40 mm lang werden, und die eigentliche *I. spuria* sensu stricto (Fig. 674), die eigentlich für uns in Frage kommt und bei der diese eine Länge von 40—58 mm erreichen. Auf der Innenseite besitzen die äußeren Perigonabschnitte bei der echten *I. spuria* eine zwar vergängliche, aber in der Regel recht auffallende kurze, gelbe Längsleiste, den sogenannten falschen Bart, der auch zur Aufstellung des Synonyms *I. subbarbata* Joó führte. Dieser falsche Bart fehlt der *I. spathulata* vollständig, nur einige dunkle Adern befinden sich an der entsprechenden Stelle. Es ist dies ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal der beiden Arten.

Auch in der Färbung ist *I. spuria* der *I. graminea* ähnlich und nicht, wie Ascherson-Graebner und andere Autoren für *I. subbarbata* fälschlich angeben, nankinggelb! Die äußeren Perigonblätter sind nach Dykes (45., 46.) schön blauviolett, die Standarten etwas mehr rötlich und bei der echten *I. spuria* (*I. subbarbata* Joó) nach Beck noch mit tiefvioletten Punkten und Strichen gezeichnet. Nach Hegi[1]) ist der Nagel der äußeren Perigonblätter im Gegensatz zu deren Platte mehr weißlich und purpurn geadert.

Die Bestäubungseinrichtung ist bei *I. spuria* vollkommen die gleiche wie bei *I. graminea*. Über ihre legitimen Bestäuber liegen jedoch keinerlei Angaben vor.

Frucht und Samen. Die Kapsel der *I. graminea* (Abb. 675) ist rötlichbraun, etwa 2 cm lang und 1,5 cm dick. Ihr allgemeiner Umriß ist etwa eiförmig, an der Spitze plötzlich in einen ganz kurzen Schnabel zusammengezogen. Entsprechend der Fruchtknotenform ist sie sechsseitig abgeplattet, wobei die Kanten etwa 4 mm breite Flügel, entsprechend den Flügelleisten des Fruchtknotens tragen. Der Fruchtansatz ist in der Regel auch bei im Garten gezogenen Pflanzen ziemlich bis sehr reichlich.

I. spuria hat, dem schlankeren Fruchtknoten entsprechend, auch schlankere Kapseln (Fig. 676), bei denen auch an Stelle von Flügeln nur schmale Leisten die sechs Kanten verstärken. Durch den außerordentlich langen Schnabel sind die Früchte flaschenförmig oder verkehrt keulenförmig. Besonders bei der echten *I. spuria* ist der Schnabel scharf zugespitzt. Ihre Frucht unterscheidet sich von der von *I. spathulata* auch durch ihre glänzendbraune Oberfläche, während die von *I. spathulata* mattbraun sind.

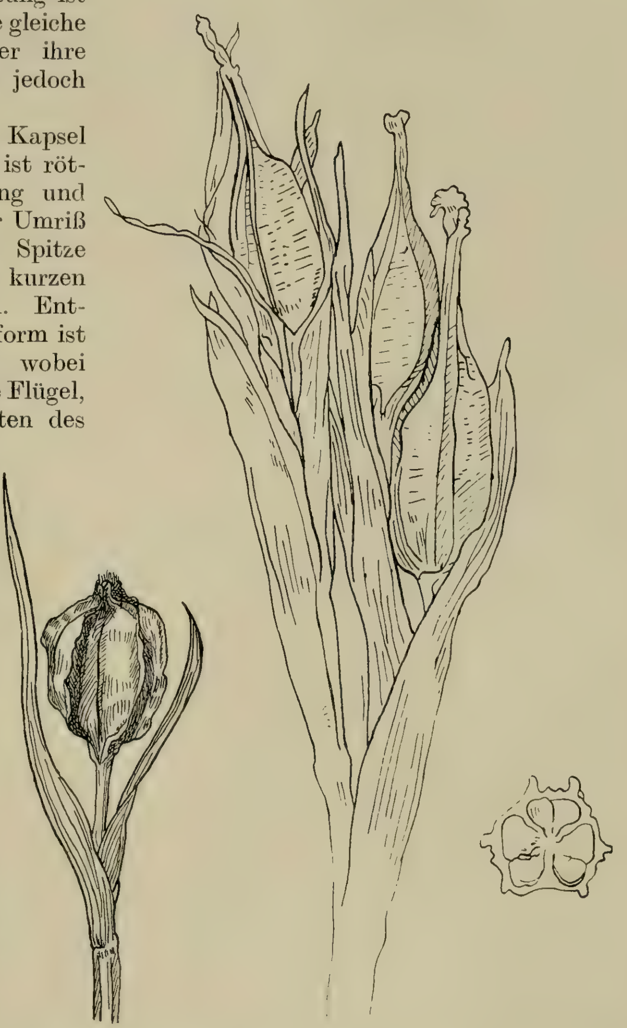


Fig. 675. *I. graminea*, Kapsel. (Original B.)

Fig. 676. *I. spuria*. Fruchtstand und Fruchtquerschnitt. (Nach Dykes.)

Sehr einheitlich und bei den verschiedenen Arten schwer zu unterscheiden sind nach Nagy (106.) die Samen aller *Spuriae*. Sie zeichnen sich durch die locker-

[1]) A. a. O.

sitzende, pergamentartige Testa aus. In der Form sind sie nach Nagy kugelsektorförmig bis kugelig. Die Testa ist an einigen Stellen mit den unter ihr liegenden Schichten verbunden und faltig, im übrigen lose und dann aufgeblasen. Nur bei *I. graminea* ist sie lediglich an einer kleinen Stelle oberhalb der Chalaza aufgeblasen. Die Spitze des Kernes besitzt eine kreisförmige harte Narbe, welche auf einer kleinen Gewebeanschwellung sitzt. Die papierartige Hülle, die sich vom Parenchym infolge seiner Austrocknung ablöst und einen Luftraum einschließt, wird nur von der Epidermis gebildet. Ihre Zellen sind in der Flächenansicht sechseckig, im Längsschnitt nahezu quadratisch oder durch Dehnungen in radialer oder tangentialer Richtung verändert. Fast die halbe Höhe der Epidermiszellen wird von der außerordentlich dicken Außenwand eingenommen, die wieder zur Hälfte aus reiner Zellulose besteht, zur anderen aber kutinisiert ist. Die kutinisierten Schichten schieben sich an den Zellgrenzen keilförmig nach innen vor. Die Radial- und Innenwände der Epidermiszellen sind dünn und etwas gefaltet. Sie bestehen aus Zellulose. Spaltöffnungen sind nicht vorhanden.

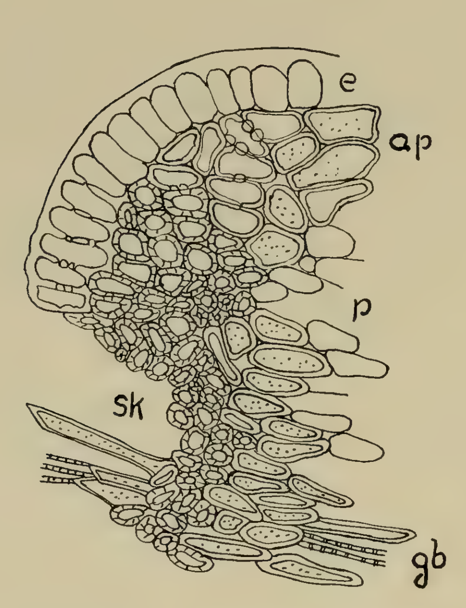


Fig. 677. *I. graminea*, Längsschnitt durch den Nabel des Samens. e = Epidermis-, ap = Übergangszellen, p = Parenchym, sk = Sklerenchym, gb = Gefäßbündel. (Nach Nagy.)

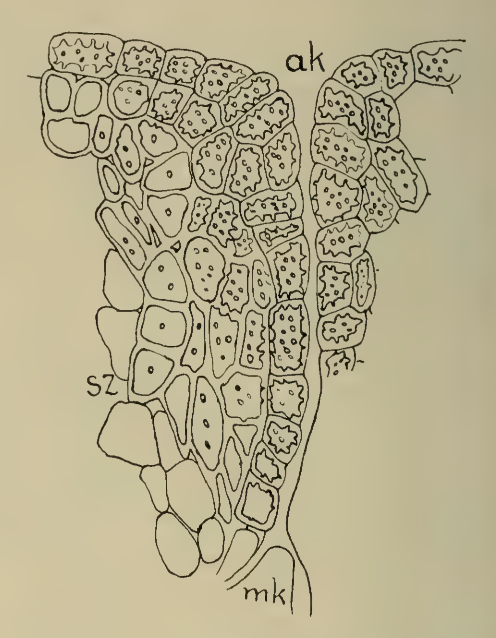


Fig. 678. *I. spuria*, Samen: Längsschnitt durch den Keimungskanal, ak = äußerer Keimungskanal, sz = Steinzellen, mk = Kegel der Mikropyle. (Nach Nagy.)

Die Zellen des Parenchyms sind schmallänglich mit dünnen Wänden. Sie enthalten alle Gerbstoff. Im Wasser verfallen sie sehr leicht. Die ölführende Schichte ist in ihrer ganzen Ausdehnung bei *I. graminea* 2 bis 3, bei *I. spuria* 3—4 Zellagen stark. Das Hilum an der Spitze des Samens deckt ein Plättchen von Sklerenchymzellen. (Fig. 677.)

Der Keimungskanal (Fig. 678) besitzt eine aus dickwandigem Sklerenchym bestehende Versteifungshülse, die an der äußeren Öffnung des Kanales am breitesten ist und sich nach innen zu verengt. Man kann hier deutlich zwei Teile unterscheiden,

die kleineren, aber dickwandigeren, tüpfelreichen Zellen, die in geschlossener Reihe den Kanal auskleiden und verholzte Wände haben, und die größeren, mit weniger dicken Zellulosewänden ausgestatteten Verstärkungszellen, die nicht mehr im dichtgeschlossenen Verband stehen.

Infolge der Luftbehälter vermögen die Samen der *Spuriae* wie die von *I. sibirica* und *I. Pseudacorus* zu schwimmen. Entsprechend der überaus lockeren Testa ist der Keimungskanal zum Ausgleich so außerordentlich stark versteift.

Sect. VII. *Pogoniris.*

14. Iris arenaria Waldst. et Kit. Sandschwertlilie.

Unter den mitteleuropäischen *Pogoniris* nimmt *I. arenaria* als ausgeprägt psammophile Steppenpflanze biologisch eine derart isolierte Stellung ein, daß sie wohl gesondert behandelt werden muß.

I. arenaria gehört der Gesamtart *I. flavissima* an, deren Verbreitungsgebiet sich über Sibirien bis nach dem fernen Osten erstreckt. Die Verbreitung der *I. arenaria* reicht hingegen nicht so weit nach Osten, dafür aber wenigstens mit ihren äußersten Ausläufern bis ins mitteleuropäische Gebiet. Es sind dies die beiden isolierten Standorte bei Retz und Pulkau in Niederösterreich und nicht weit davon bei Nikolsburg im südlichen Mähren. Weite Verbreitung besitzt die Art jedoch in Ungarn in der großen und kleinen ungarischen Tiefebene. (Fig. 679.) Hier tritt sie in den Comitaten Raab, Komorn (Komarom), Gran, Stuhlweißenburg, Tolna, ferner in der Gegend des Balaton-Sees (Plattensee), aber nicht im Somogyer Land, sondern in den Bergen von Keszthely im Comitat Zala, endlich im Comitat Heves und nach Norden im Comitat Zemplin auf. Östlich erstreckt sich das ungarische Areal bis an die Theiß. Nur an den Felsen der Schlucht von Torda in Siebenbürgen befindet sich noch ein — allerdings nicht ganz sichergestellter — Standort. Weiter im Osten befindet sich das Hauptareal der Art, welches sich von der Moldau (Rumänien) bis über Südrußland erstreckt.

Der wichtigste Standort der *I. arenaria* sind die Sandsteppenformationen, zu deren typischen Charakterpflanzen sie zählt. So tritt sie bei Komorn (Komarom) auf typischen Flugsandsteppen in Begleitung von *Tragus racemosus*, *Holoschoenus vulgaris*, *Kochia arenaria*, *Minuartia verna*, *Dianthus serotinus*, *Gypsophila fastigiata*, *Adonis vernalis*, *Alyssum tortuosum*, *Syrenia cana*, *Euphorbia Gerardiana*, *Peucedanum arenarium*, *Seseli annuum*, *Eryngium planum*, *Onosma arenarium*, *Plantago ramosa*, *Artemisia campestris* und *A. scoparia* auf.

Charakteristisch ist *Iris arenaria* auch für die typische Sandpuszta, die Fedeгgrassteppe. Diese Formation tritt in Erscheinung, sobald die Sandmassen der Trespensteppe durch vorwiegend einjährige Gräser und Kräuter einigermaßen gefestigt sind. Von den ersten Besiedlern des Flugsandes bleiben die meisten, namentlich aber *Bromus hordeaceus*, *B. tectorum* und *B. arvensis* auch weiterhin erhalten. Den Hauptgraswuchs bilden aber die Federgräser *Stipa pennata* und *St. capillata*, daneben auch *Andropogon Ischaemum*, *Poa bulbosa* und *Carex*-Arten, wie *C. supina*, *C. stenophylla* und *C. verna*. Untergeordnet ist die Rolle von *Cynodon Dactylon*, *Agropyrum cristatum*, *Koeleria glauca*, u. a. m. An Kräutern und Stauden treten im ersten Frühjahr *Gagea pusilla*, *Cerastium semidecandrum*, *Holosteum umbellatum*, *Anemone grandis*, *Alyssum desertorum*, *Veronica verna* und *V. praecox* in Blüte, denen bald *I. arenaria*, oft noch von *I. pumila* begleitet, mit *Orchis Morio*, *Minuartia verna*, *M. setacea* und *M. glomerata*, *Anemone nigricans*, *Potentilla arenaria*, *Cytisus ratisbonensis* und *C. austriacus*, *Medicago elongata*, *Fumana procumbens* und *Vinca herbacea* folgt. Diese Verhältnisse treffen wir in der ganzen Ungarischen Tiefebene mit geringfügigen Variationen.

Wie andere psammophile Arten, geht aber auch *Iris arenaria* gerne auf steiniges Gelände über. (Fig. 680.) Die niederösterreichischen Standorte bei Retz und Pulkau haben noch den Charakter von sandigen Heiden mit Granit- und Gneisschutt, auf denen *Corynephorus canescens*, *Festuca glauca*, *Scleranthus perennis*, *Calluna vulgaris*, *Armeria elongata*, *Androsace elongata*, *Veronica Dillenii*, *Jasione montana*, *Helichrysum arenarium*, aber auch *Stipa capillata*, *Festuca sulcata* u. a. m. vorkommen. Vielfach tritt sie auch in Mittelungarn mit anderen psammophilen Pflanzen,

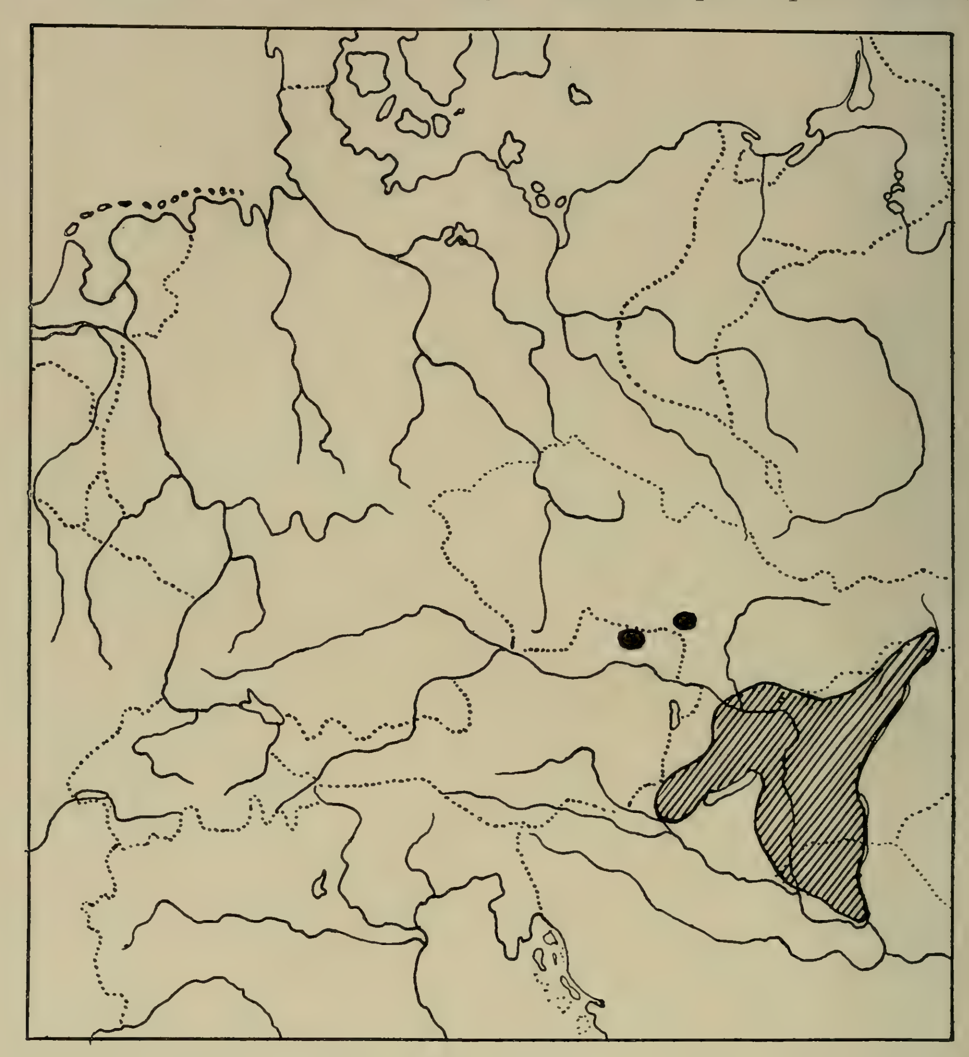


Fig. 679. *Iris arenaria*, Verbreitung. ● Isolierte Vorkommen. (Nach der Literatur. B.)

wie Viola *arenaria*, *Potentilla arenaria*, *Peucedanum arenarium* auf Dolomit- und Kalkschutt auf, in den Tordaer Bergen direkt auf Kalkfelsen. Nach Ugrinsky[1]) liegen die reichsten Blütenteppiche im Gouvernement Charkow bei Malaja Woltschia auf fast reiner Kreide.

[1]) Ugrinsky, Die Gesamtart *Iris flavissima* Pall. Beiheft XIV. zu Fedde, Repert. 1922.

Bei Charkow tritt *I. arenaria* endlich auch oft in sandige Kiefernwälder ein, kommt dort jedoch niemals zur Blüte. Auch in Mitteleuropa überwiegt übrigens die vegetative Vermehrung und ist *I. arenaria* relativ selten in Blüte zu finden.

Kommt *I. arenaria* dagegen auf eine besonders nahrhafte Unterlage, oder wird sie in Gartenerde verpflanzt, so tritt eine auffallende Erstarkung der Pflanze ein. Dies ist wohl namentlich darauf zurückzuführen, daß das Wurzelwerk darauf eingerichtet ist, selbst dem äußerst nahrungsarmen Sandboden die hinreichende Menge von Nährsalzen zu entziehen, infolgedessen in üppiger Erde einen reichen Nahrungsüberschuß aufnimmt. Leider liegen keine Angaben darüber vor, ob unter diesen günstigen Bedingungen nur eine Verstärkung der vegetativen Üppigkeit und eine Erhöhung der vegetativen Vermehrung eintritt, oder ob auch gleichzeitig die Blühwilligkeit erhöht wird.



Fig. 680. *Iris arenaria* auf Felsen; Alpinum im botanischen Garten Dr. Lemperg, Hatzendorf. (Phot. Dr. Lemperg.)

Wurzelwerk. Entsprechend dem Leben im Flugsand muß das Wurzelwerk der *I. arenaria* zwei außergewöhnlich schwierige Aufgaben erfüllen. Zunächst muß es nicht allein die Pflanze selbst im Boden besser als in irgend einem anderen Substrat befestigen, sondern überdies dem Substrat selbst, dem beweglichen Sand, einige Festigkeit verleihen, dann aber muß es aus dem an Nährsalzen armen Sand doch die lebensnotwendige Nährsalzmenge entziehen. Leider hat Draheim die Wurzeln dieser besonders interessanten Art nicht untersucht, und ich selbst war nicht in der Lage, sorgfältig gesammeltes Material von natürlichen Standorten zu untersuchen. Aber auch bei möglichst naturgemäß gehaltenen Gartenexemplaren (der echten Wildform!) zeigt sich, daß die Wurzeln an der Pflanze zwar auffallend schütter stehen, durchaus nicht so, wie es bei anderen *Iris*-Arten der Fall ist, und dabei die Tendenz haben, geradlinig außerordentlich stark in die Länge zu wachsen. Es tritt aber dennoch schon in der Nähe des Rhizomes eine ziemlich starke Entwicklung von Seitenwurzeln ein. Eine Kontraktilität der Wurzel konnte ich niemals

beobachten. Sie erscheint auch recht überflüssig, da erstens das ausläuferartig lange, dünne Rhizom selbst sehr geeignet ist, Differenzen in der Tiefenlage auszugleichen, und weiters deshalb, weil, wie die Beobachtung zeigt, der Wurzelstock weit häufiger gezwungen wird, wegen neuer Verschüttung die Lage gegen die Oberfläche hin zu korrigieren als gegen die Tiefe zu.

Wurzelstock. (Fig. 681.) Wenn auch der Wurzelstock der *I. arenaria* vollkommen den Grundplan aller *Iris*-Rhizome beibehält, indem auch hier der Blütenstengel die terminale Verlängerung der Grundachse darstellt und infolgedessen nur sympodiale Verzweigung eintreten kann, so weicht er dennoch in jeder anderen Beziehung von dem anderer europäischer Arten durchaus ab. Dies fällt noch weniger auf, wenn die Pflanze in einem festeren Substrat gewachsen ist (Fig. 681 A), weil

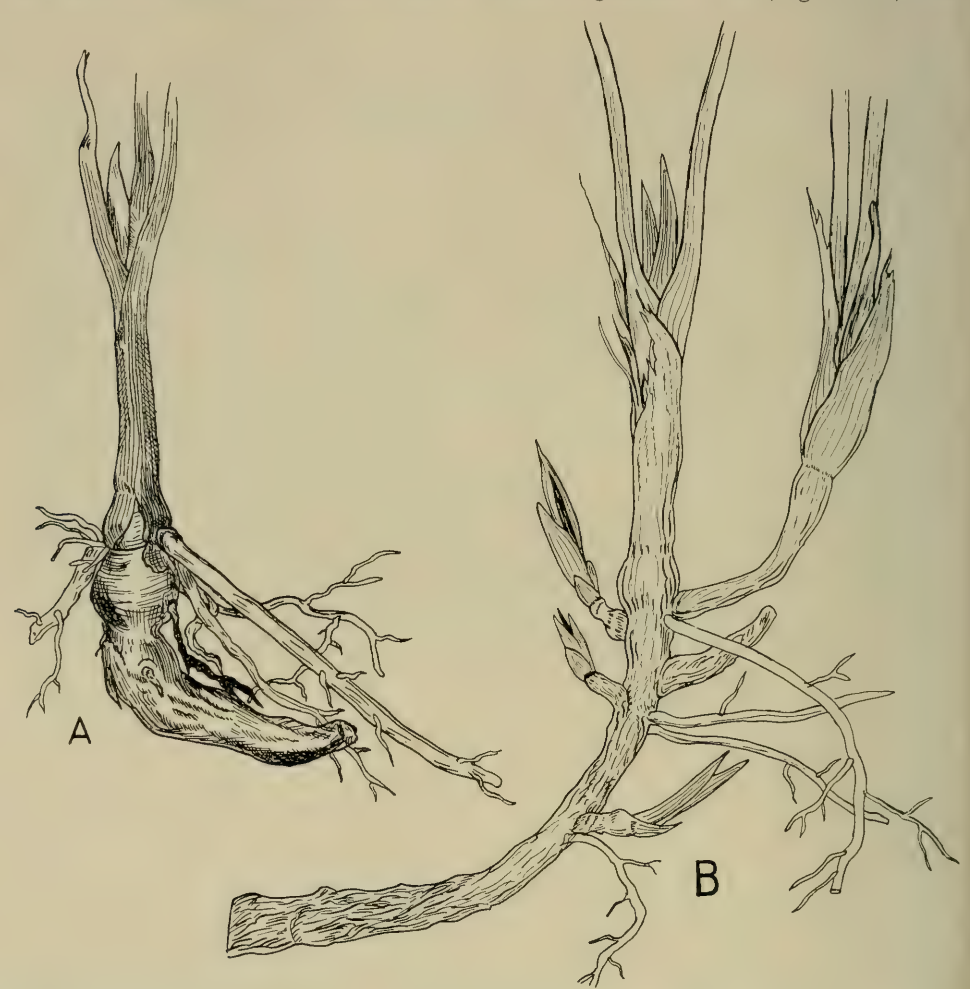


Fig. 681. *Iris arenaria,* Rhizom. A aus reichem, B aus armem Boden. (Original B.)

dann das Rhizom doch etwas gedrungen ist; hingegen erhält es im Sandboden ein ganz charakteristisches Aussehen (Fig. 681 B). Die sterilen Triebe entwickeln zwischen den einzelnen jährlichen Verdickungen außerordentlich lange, dünne, ausläuferartige Sproßteile, so daß die Pflanze ihren Standort oft um 10 cm und mehr verändert. Infolge der geringen Dicke werden die Reservestoffe bald ver-

braucht, so daß die älteren Rhizomteile bald schrumpfen. Die gleichfalls ausläuferartigen Seitentriebe zweigen von der Hauptachse unter einem Winkel von fast 90° ab. Auch sie sind schon im ersten Jahr 3—4 cm lang. Infolgedessen sind die Blattbüschel der Seitentriebe untereinander wie auch vom Haupttrieb so weit entfernt, daß sie einander nicht beschatten. Mindestens im ersten Jahr sind die Seitentriebe steril, werden dabei lang und schlank; im zweiten, häufiger erst im dritten Jahre werden sie fertil. Infolge der reichen vegetativen Vermehrung durch Seitentriebe und deren großer Länge — Ugrinsky bezeichnet sie direkt als Stolonen — bildet sich aus einer Stammpflanze schließlich ein teppichartiger Rasen, oder aber auch eine Art Hexenring, ähnlich wie wir dies schon bei *I. Pseudacorus* kennen lernten, aber, eben infolge des starken jährlichen Längenzuwachses, mit viel größerem Durchmesser als dort.

Der fertile Jahrestrieb unterscheidet sich bereits im Jahre vor der Blüte deutlich vom sterilen. Er wird kurz, dabei auffallend dick, so daß er geradezu zwiebelartig aussieht.

Ugrinsky (l. c.) beobachtete bei Sebastopol auch an *I. pumila* die Bildung langer Stolonen, durch die der Wurzelstock durch Erdrutsch von lößähnlichem Ton verschütteter Pflanzen wieder herauszukommen trachtete. Er nimmt daher an, daß *I. arenaria* zur Lößzeit ebenfalls oft in diese Zwangslage geraten sei und sich diese angenommene Streckung des Wurzelstockes fixiert habe. Meines Erachtens ruht dieser Erklärungsversuch auf sehr schwacher Grundlage. Denn wenn man auch die häufige Verschüttung in der Lößzeit noch gelten läßt, so müßte man doch entschieden auch annehmen, daß dies nicht allein der *I. arenaria* passiert ist. Warum sollte sich die Streckung des Rhizomes denn gerade bei dieser Art fixiert haben? Ich glaube, die ausläuferartigen Rhizome, die ja auch andere typische Psammophilen besitzen, weit leichter und glaubwürdiger dadurch zu erklären, daß der nahrungsarme Sand die Pflanze zu einer raschen Ortsveränderung zum Zwecke einer möglichst extensiven Bodenausnutzung geradezu zwingt. Die Verlängerung des Rhizoms ist also biologisch bedingt. Die Pflanze muß, um leben zu können, lange Wurzelstockausläufer treiben. Ugrinsky gibt ja auch selbst zu, daß die Stolonen in fettem Boden kürzer, im Sand länger und dünner werden. Meines Erachtens spricht auch der Umstand gegen eine biologisch nicht bedingte Erklärung, wie sie Ugrinsky versucht, daß der fertile Trieb die Verlängerung nicht zeigt, wohl aber seine neuen, das Individuum erhaltenden Seitentriebe.

Stengel. Der oberirdische Stengel wird an seiner Basis von den Blattresten des vorigen Jahres, deren Scheiden als gelblichweiße und häutige Hüllen stehen bleiben, eingeschlossen. Die untersten kurzen Internodien des Stengels tragen die diesjährigen Blätter, von denen jedoch die untersten ganz kurz und scheidenartig ausgebildet, hingegen die oberen typische Laubblätter sind, die die Höhe der Blüte erreichen. Die unteren Internodien sind relativ kurz, erst das oberste, zwischen dem jüngsten (obersten) Laubblatt und den Spathablättern ist sehr gestreckt und bildet den kahlen Teil des Stengels, der bis zum Ansatz der Blüte eine Höhe von 6—10 cm erreicht. Der Stengel ist infolge dieser Anordnung nur unter der Mitte beblättert.

Von diesem Normaltypus kommen aber auch Abweichungen vor. So können auch die unteren Internodien gestreckt sein, was auf Kosten der obersten erfolgt. Dadurch ist der Stengel auch in der Mitte beblättert. Das oberste Blatt kann aber auch an die Spatha heranrücken und Hochblattcharakter annehmen, so daß die Spatha dreiblättrig erscheint. Endlich kann unter besonders günstigen Verhältnissen der Stengel auch bis 20 cm lang werden.

Blätter. Jedes neue Blattbüschel beginnt, was an jungen Seitentrieben am besten zu erkennen ist (Fig. 681 B), mit einigen kleinen Scheidenblättern — meist 4 —, die von außen nach innen zu an Größe zunehmen. Während das äußerste bei einem jungen Seitensproß nur etwa 5—6 mm lang und eiförmig ist, erreicht das innerste,

mehr lanzettliche Niederblatt etwa 20 mm Länge. Diese Blätter sind häutig und sterben bald ab. An älteren Sprossen sind sie meist weniger auffällig.

Ihnen folgen unvermittelt die Laubblätter, die für eine *Pogoniris* auffallend schmal und grasähnlich sind. Bei etwa 10 cm Länge erreichen sie nur eine Breite von 2—5 mm. Ganz ausnahmsweise können sie bis zu 24 cm lang und 10 mm breit werden. Am Ende sind sie sehr scharf zugespitzt. Auffallend ist der untere Teil der Blattscheide. Dieser ist auf eine Länge von etwa 3—4 cm weit, oft geradezu aufgeblasen und läßt kaum auch nur einen Kiel entdecken. Dieser erweiterte Teil verengt sich dann ziemlich plötzlich zur normalen Blattbreite und der Innenraum läuft noch ein langes Stück als kleine, allmählich verflachende Rinne durch das reitende Blatt. Die Verrottung abgestorbener Blätter erfolgt am frühesten an der Stelle, an der sich die Scheide verengt, und infolgedessen ist der Neutrieb zu Beginn einer neuen Vegetationsperiode zunächst von den vorjährigen, nun elfenbeinweißen bis gelblichen, papierartig häutigen Scheiden eingeschlossen. Ist er dann in die Länge gewachsen, so verschwinden auch die Scheiden, ohne Reste am Rhizom zurückzulassen.



Fig. 682. *Iris arenaria*, Blüte. (Original B.)

Anatomisch fällt an den Blättern besonders der Mangel einer Symmetrie auf. Die Gefäßbündel sind nicht, wie bei anderen *Iris*-Arten, paarweise gegenübergestellt, sondern mehr unregelmäßig verteilt, so daß so gut wie niemals zwei Hauptbündel einander gegenüberstehen. Sowohl die Kanten des Blattes als auch der Siebteil, namentlich der größeren Gefäßbündel, sind mechanisch kräftigst verstärkt. Lakunen treten nur im mittleren oder vorderen Teil des Blattes auf; der Blattrücken ist dünn, kielartig und dicht von Parenchym erfüllt. Im Parenchym liegt eine ganz auffallend große Zahl sehr großer, langer prismatischer Oxalatkristalle; ob diesen eine biologische Bedeutung, wie Schutz gegen Tierfraß, zukommt, ist noch zu untersuchen.

An den im übrigen vollkommen gleich gebauten Stengelblättern fehlt die große Blattscheide. Das oberste Stengelblatt kann auch hochblattartig ausgebildet sein, so daß die Spatha dreiblättrig erscheint. Dies ist jedoch durchaus nicht die Regel, wie manchmal angegeben wird[1]).

Die etwas häutigen Spathablätter sind sehr variabel. Im allgemeinen erreichen sie eine Länge von fast 3 cm. Ausnahmsweise werden sie aber bis 4 cm lang. Dabei sind sie bald nur 2—3 mm breit, bald 1 cm. Sie sind aufgeblasen lanzettlich, aber auch in der Form veränderlich, indem sie bald sehr stumpf, bald sehr spitzig bis zugespitzt, ja selbst etwas stachelspitzig sind. Auch insofern variieren sie, als sie nicht immer den Blütenstiel einhüllen, sondern oft offen abstehen.

---

[1]) Vergleiche Hegi, Ill. Fl. v. Mitteleuropa, Bd. II, S. 287 und Ascherson-Graebner, Synopsis, Bd. III, S. 473.

Infolge des östlich-pannonischen Einschlages hat *I. arenaria* zwar keine ausgeprägte Sommerruhe, doch vergilben und schrumpfen ihre Blätter im Sommer.[1])

Blüte. (Fig. 682.) Die Spatha, die stets nur endständig ist, umschließt nur eine oder zwei Blüten, die auf etwa 1 cm langen Stielen stehen. Die gelbe Blüte erhebt sich aus einem spindelförmigen, etwas sechskantigen, 7 bis 10 mm langen Fruchtknoten mit einer eng trichterförmigen bis röhrigen, ca. 10—12 mm langen Perigonröhre. Etwa doppelt so lang sind die schmalen Perigonabschnitte, deren gelbe Farbe am Grunde durch eine purpurbraune Streifenziehung schattiert wird. Die anderen Perigonabschnitte sind vorne etwas breiter. Der schmale, nagelartige Teil steht auffallend steil und gerade nach oben und außen. Er nimmt etwa $^2/_3$ der Gesamtlänge ein und ist längs der Mittellinie mit einem lebhaft gelben Bart versehen. Der verbreiterte Endlappen steht meist fast horizontal oder doch nur wenig nach unten gebogen. Besonders die äußeren Perigonabschnitte sind lebhaft safrangelb gefärbt und zeigen sich daher als Wegweiser für die besuchenden Insekten. Die inneren Abschnitte der Blumenkrone zeichnen sich gegenüber anderen *Pogoniris* dadurch aus, daß sie nicht gerade aufrecht stehen, sondern ziemlich die gleiche Neigung nach außen haben, wie der Nagel der äußeren Abschnitte, ja den obersten Teil sogar meist mehr oder weniger stark nach außen überneigen. Die Rolle der Standarten übernehmen dafür die Griffeläste. Diese stehen infolge der Steilstellung der anderen Perigonabschnitte oft fast gerade aufrecht oder biegen sich doch nur relativ wenig über das dazugehörige Perigonblatt, so daß ein ziemlich bedeutender Zwischenraum zwischen den Seitenrändern der beiden Organe freiliegt. Dieser wird namentlich dadurch vergrößert, daß der untere Teil des Griffelastes bis zum Narbenläppchen auffallend schmal ist. Umso größer und sinnfälliger sind dafür die beiden, etwas auseinander gespreizten, außen unregelmäßig gesägten, spitzigen Endlappen. Durch diese Beschaffenheit macht die Blüte einen ungemein primitiven Eindruck, namentlich im Vergleich zu den stark differenzierten Blüten anderer *Pogoniris*.

Die Anthese fällt zwischen Mitte April und Mitte Mai (Tschepelinsel auf der Donau). Infolge dieser frühen Blütezeit besteht häufig Frostgefahr. Wie Ugrinsky berichtet, sind die Knospen vollkommen unempfindlich gegen Frost, solange sie noch in den Hochblättern eingeschlossen sind. Die bereits ausgetretenen Knospen hingegen werden durch Frost weiß und glasartig und sterben ab.

Die Anthese ist sehr kurz. Bei schönem, mildem Wetter öffnen sich die Blüten um 6—7 Uhr früh, um sich schon um 3—4 Uhr nachmittags zu schließen, so daß die Gesamtdauer der Anthese nur etwa 8—10 Stunden beträgt. Im Mai 1919 bei kaltem, trübem Wetter nach einem Morgenfrost beobachtete Ugrinsky, daß sich die Blüten erst zu Mittag öffneten, um bis zum Abend frisch zu bleiben.

Die endständige (erste) Blüte ist merkwürdigerweise fast stets steril. Ugrinsky beobachtete von ihr niemals reife Kapseln und Samen. Sonst liegen leider von dieser interessanten Pflanze keinerlei blütenbiologische Beobachtungen vor.

Die **Frucht** ist eine länglich-spindelförmige, stumpf sechskantige und sechsseitig abgeplattete Kapsel von etwa 3 cm Länge.

Samen (Fig. 683). Nagy (106) führt, von den übrigen *Pogoniris* getrennt, den Samen von *I. arenaria* als eigenen Typus an. Tatsächlich besitzt die ganze Gruppe der *I. flavissima*, der auch *I. arenaria* angehört, in ihrem schmalen, weißen Arillus ein auffallendes Merkmal an ihren Samen.

Das Samenkorn der *I. arenaria* ist sehr klein, von ellipsoidischer Gestalt, und verschmälert sich an den Spitzen. Auf einer Seite fehlt die Epidermis in einem Streifen, der von der Samenmitte bis zur Spitze reicht, und aus dieser Öffnung

[1]) Lemperg, F., Gewächse aus Trockenheitsgebieten, Gartenschönheit XIII (1932), S. 170.

ragt aus dem Innern des Samens der Arillus als weißer Gewebekörper hervor. Die Lage des Arillus entspricht vollkommen der des Verstärkungsgewebes, welches bei fast allen von Nagy untersuchten *Iris*-Arten in der Umgebung der Mikropyle und des Hilums zu finden ist. Diese Gewebspartie nimmt aber bei *I. arenaria* größere Dimensionen an und tritt infolgedessen an die Oberfläche des Samens. Das Gewebe des Arillus besteht aus eigenartigen, gitterförmig verdickten Zellen, die von den Parenchymzellen der Testa vollkommen verschieden sind. Im trockenen Samenkorn sind sie verholzt und vollkommen leer. Nagy nimmt aus dem Befund am voll entwickelten Samenkorn an — ohne die Samenentwicklung untersucht zu haben —, daß das Arillusgewebe nicht einfach durch eine hypertrophische spätere Entwicklung und Veränderung des ursprünglichen Gewebes entstanden sei, sondern schon in der Samenanlage das äußere Integument in der Gegend der Mikropyle und des Hilums eine kleine Gewebewucherung hat, aus der später der Arillus wird.

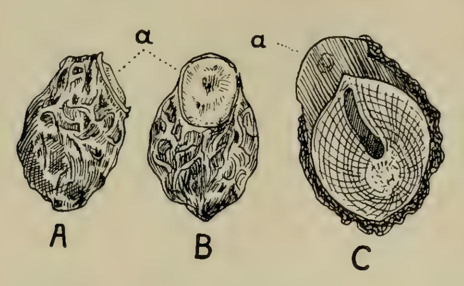


Fig. 683. *Iris arenaria,* Samen. A von der Seite, B von vorne, C im Längsschnitt, a — Arillus. (Original B.)

Die Samenschale ist faltig und läßt sich nur schwer vom Kern ablösen. Im Wasser glättet sie sich jedoch unter schnellem Aufquellen.

Die Epidermiszellen, in der Flächenansicht isodiametrisch polygonal, im Längsschnitt rechteckig, sind am stärksten an ihrer tangentialen Innenwand verdickt. Am zartesten sind die Radialwände. Auf diese Eigentümlichkeit, verbunden mit dem Vorhandensein von Spaltöffnungen in der Epidermis dürfte die rasche Quellbarkeit der Testa zurückzuführen sein. Die ganzen Epidermiszellen haben Zellulosewände, wie auch das darunter liegende Parenchym. In diesem befinden sich zerstreut, am zahlreichsten aber in der Umgebung des Gefäßbündels und oberhalb der Chalaza, gerbstoffführende Zellen. In Wasser schwellen die Zellen des Parenchyms an, ohne aber zu zerfallen. Bemerkenswert — besonders im Zusammenhang mit dem Oxalatreichtum der Blätter — ist das Auftreten großer Mengen von Kalziumoxalatkristallen in Begleitung des Gefäßbündels. Die Ölschichte des Parenchyms ist nur drei Zellagen stark; nur an der Spitze ist sie stärker.

Über die Art der Samenverbreitung und namentlich über eine allfällige biologische Bedeutung des Arillus liegen noch keine Beobachtungen vor. Da das Arillusgewebe reifer Samen leer ist, scheint es höchst unwahrscheinlich, daß es als myrmekochore Einrichtung zu deuten wäre. Wahrscheinlicher kommt mir die Deutung vor, daß das leere Arillusgewebe den ganzen Samen spezifisch leichter zu machen hat und auf diese Weise die bei Steppenpflanzen häufigeVerbreitung durch den Wind erleichtern soll.

15. Iris pumila L. Niedrige Schwertlilie.

Gesamtart *Iris lutescens.*

16. I. lutescens Lam. Gelbliche Schwertlilie.

17. I. virescens Delarb. Grünliche Schwertlilie.

Gesamtart *I. aphylla.*

18. I. aphylla L. Armblättrige Schwertlilie.

(Umfaßt: **18 a) I. aphylla typica A. et Gr.**

18 b) I. aphylla var. Fieberi (Seidl) A. et Gr. = I. bohemica Fiek. Böhmische Schwertlilie.

18 c) I. aphylla var. hungarica (Waldst. et Kit.) A. et Gr. Ungarische Schwertlilie.)

Gesamtart *I. variegata.*

19. I. variegata L. Bunte Schwertlilie.

19 a) I. variegata var. picta Beck.

Gesamtart *I. pallida.*

20. I. pallida Lam. Bleiche Schwertlilie.

21. I. Cengialti Ambr. Südtiroler Schwertlilie.

22. I. illyrica Tomm. Illyrische Schwertlilie (incl. I. Kochii).

Gesamtart *I. sambucina.*

22. I. sambucina L. Hollunder-Schwertlilie.

24. I. squalens L. Schmutziggelbe Schwertlilie.

Gesamtart *I. germanica.*

25. I. germanica L. Deutsche Schwertlilie.

26. I. benacensis Kern. Gardasee-Schwertlilie.

27. I. florentina L. Florentiner Schwertlilie.

Wenn wir von *Iris arenaria* Waldst. et Kit. (Stirps *I. biflorae* Bach.; Gesamtart *I. flavissima* Pall.) absehen, die durch ihre ausgeprägte Psammophilie in ihren Anpassungserscheinungen von den übrigen *Pogoniris*-Arten stark abweicht und darum gesondert behandelt werden mußte, so finden wir in der Sektion *Pogoniris* eine geradezu auffallende Gleichmäßigkeit aller Arten, die eine gemeinsame Bearbeitung der ganzen Sektion — mit Ausnahme jener Art — geboten erscheinen läßt. Vielleicht könnte noch für *I. pumila* eine gesonderte Bearbeitung in Frage kommen, da sie durch ihre fast vollständige Stengellosigkeit und die daraus folgende starke Verlängerung der Perigonröhre einen stärker abweichenden Blütentypus darstellt, doch ist diese durch die mediterranen *I. pseudopumila* Tineo und *I. Chamaeiris* Bertol., zu welch letzterer Art nach Dykes auch die in unser Gebiet reichenden *I. lutescens* Lam. und *I. virescens* Delarb. zu rechnen wären, in allmählichem Übergang mit den typischen *Pogoniris*-Arten verbunden. Mit *I. pseudopumila* und *I. Chamaeiris* und deren Unterarten wird sie ja auch häufig verwechselt und bildet zweifellos mit diesen Arten eine Gruppe, die Gesamtart *I. pumila.* Im vegetativen Aufbau ließe sich eine Sonderstellung dieser Art auch keineswegs rechtfertigen.

Andererseits bildet jedoch die Häufung so vieler Arten wieder die Gefahr der Unübersichtlichkeit. Dieser hoffe ich aber dadurch begegnen zu können, daß ich überall dort, wo größere Differenzen eine Trennung der Arten wünschenswert erscheinen lassen, eine Unterteilung in Gesamtarten durchführen will, wie dies bereits im Kopftitel dieses Abschnittes angedeutet ist.

Die Sektion *Pogoniris* ist, wie namentlich Dykes (45) hervorhebt, zweifellos eine sehr junge Abteilung der Gattung[1]). Dykes leitet diese Auffassung namentlich von der Tatsache ab, daß nur von dieser Sektion wilde Bastarde bekannt geworden sind, so z. B. ein Bastard einer kleinen *Iris pallida*-Form mit *I. variegata*, der mit den Stammeltern in einem seichten Tal am Velebit an der kroatischen Küste aufgefunden wurde, und ein größerer Bastard derselben Arten in der Gegend von Bozen. Ja, bei einigen „Arten" besteht sogar die größte Wahrscheinlichkeit, daß sie überhaupt nicht Arten, sondern ebenfalls Bastarde bisher unbekannter Eltern sind, da ein natürlicher, zweifellos autochthoner Standort noch nirgends gefunden werden konnte. Es sind dies *Iris sambucina*, deren Bastardnatur ziemlich allgemein

[1]) Damit steht sehr im Widerspruch die Gepflogenheit namentlich deutscher Autoren, die *Pogoniris*-Arten an die Spitze der Gattung zu stellen.

als wahrscheinlich angesehen wird, aber auch *I. germanica*, von der es, allen Bemühungen zum Trotz, noch nicht möglich war, einen Standort zu entdecken, der bloße Verwilderung ausgeschlossen erscheinen läßt, und nach Ansicht Dykes' sogar *I. squalens*, obwohl gerade von dieser Form anscheinend natürliche Standorte bekannt sind.

Jedenfalls lassen sich alle *Pogoniris* in Kultur leicht untereinander kreuzen, was zur Entstehung überaus zahlreicher Gartenformen geführt hat. Beachtenswert erscheint mir dabei jedoch, daß diese Bastarde — namentlich *variegata*-Bastarde — oft in der Schönheit der Farben weit hinter den Stammeltern zurückbleiben. Diese Tatsache scheint mir nämlich auch sehr zugunsten der Meinung Dykes' in Bezug auf *I. sambucina* und *I. squalens* zu sprechen, da wir auch bei diesen beiden Arten unklare, gewissermaßen aus sehr heterogenen reinen Farben stammende Mischfarben vorfinden, wie sie bei den sicher reinen *Iris*-Arten nicht aufzutreten pflegen. Die letzteren zeichnen sich gerade durch ihre klaren Farben aus. Und tatsächlich ist *I. squalens* mit *I. variegata* durch zahlreiche Zwischenformen verbunden[1]).

Das geringe Alter der Gruppe kennzeichnet sich auch in dem verhältnismäßig kleinen Areal. Dieses erstreckt sich im ganzen vom Süden und Osten Europas über Teile von Kleinasien und nördlich des Schwarzen Meeres, weiters nördlich des Himalaya bis in die Mandschurei, nur mit einem Ausläufer in Kashmir. Dabei lassen sich deutlich eine asiatische, eine eurasiatische und eine mediterrane Gruppe unterscheiden. Stärker aus der Reihe fällt dann nur *I. biflora* in Portugal und Marokko.

Nur Vertreter der eurasiatischen Gruppe dringen weiter nach Mitteleuropa vor. Es sind dies *I. pumila*, die Gesamtart *I. aphylla*, *I. variegata* und, wenn man sie als Art auffassen will, noch *I. squalens*. Seltsamerweise sind gerade die Nächstverwandten der *I. pumila*, nämlich die sizilianische *I. pseudopumila* und *I. chamaeiris* ausgesprochen südeuropäische Typen, desgleichen aber auch die noch in unser Gebiet ragende Gesamtart *I. lutescens*, die Dykes überhaupt als eine größere *I. chamaeiris* bezeichnet. Die typische Mittelmeeriris unter den *Pogoniris* ist aber *I. pallida* mit ihren Unterarten, die auch noch bis zum Atlasgebirge reicht und selbst in Palästina, Syrien und auf Kreta vorkommt, aber nirgends weiter nach Norden sich erstreckt.

I. germanica endlich und ihre Unterarten *I. benacensis* und *I. florentina* steht insoweit isoliert, als sie überhaupt nur im verwilderten Zustande bekannt ist, aber über ganz Europa, den Atlas und Vorderasien zerstreut auftritt. Zweifellos ist sie in Mitteleuropa ein Fremdling, da sie ihre Blätter über den Winter behält, während alle in Mitteleuropa autochthonen Arten vollständig einziehen. Sollten da nicht die Römer die Hand im Spiele haben? G. P. Baker[2]) meint, daß christliche und mohammedanische Pilger zur Ausbreitung der Schwertlilien beigetragen hätten.

Während der Drucklegung dieser Lieferung veröffentlicht F. Berckmüller[3]) die Ergebnisse seiner Bastardierungsversuche zwischen *I. aphylla* und *I. pallida*, durch die nun die Bastardnatur der *I. germanica* endgültig aufgeklärt und sichergestellt ist.

Während die Bestäubung der *I. pallida* mit Blütenstaub von *I. aphylla* nicht angreift, ergibt die umgekehrte Kreuzung: *I. aphylla* ♀ × *I. pallida* ♂ zu hundert Prozent gute Samen. Diese keimen auch einwandfrei und ergeben kräftige Sämlinge, deren kräftigste schon in ihrem zweiten Lebensjahr zur Blüte kommen. Diese Ba-

---

[1]) Baker, Handbook of the Irideae, London-New-York 1892, S. 84.

[2]) Briefliche Mitteilung.

[3]) Berckmüller, F., *Iris germanica* Linn. A Hybrid between *I. aphylla* Linn. ♀ × *I. pallida* Lam. ♂. The Gardeners Chronicle XCIII (1933) S. 60.

starde zeigen nur eine geringe Variabilität und sind typische *I. germanica*, als deren bestcharakterisierten Vertreter Berckmüller die *I. germanica* var. *Kochii* (*I. Kochii* Kern.) bezeichnet, der sie vollkommen gleichen.

Wie die gewöhnliche *I. germanica* sind die künstlichen Bastarde, untereinander gekreuzt, nur unvollkommen fruchtbar. Mit *I. aphylla*-Pollen ergeben sie keine Samen, und ebenso schlägt der Versuch, *I. aphylla* mit ihrem Pollen zu bestäuben, fehl. Dagegen geben sie, mit Pollen der *I. pallida* bestäubt, mehr und besser entwickelte Samen als mit *I. germanica*. Die umgekehrte Bestäubung von *I. pallida* mit *I. germanica*-Pollen ergibt dagegen keine Samen.

Obwohl Berckmüller mehrere hundert Samenkapseln von der Kreuzung *I. germanica*×*germanica* untersuchte, fand er niemals mehr als höchstens fünf voll entwickelte Samen in einer Kapsel und auch nur sehr selten diese Anzahl. Da noch überdies diese Samen nicht sehr gut keimen, ist es notwendig, eine sehr große Anzahl von Blüten zu befruchten, um die zweite Filialgeneration der *I. aphylla*×*pallida*-Kreuzung (also *I. germanica*×*germanica*) zu studieren. Dies mag, wie Berckmüller annimmt, die Ursache gewesen sein, wieso Dykes, der nicht in solchem Umfang experimentiert haben dürfte, aus *I. germanica*-Samen stets nur der *I. aphylla* ähnliche Sämlinge erhalten hatte.

Bei genügender Zahl von Sämlingen zeigt sich nämlich eine den Mendel'schen Spaltungsgesetzen entsprechende sehr weite Variabilität.

Ihre Blätter variieren zwischen den im Winter hinfälligen („deciduous“) der *I. aphylla* und den immergrünen der *I. pallida*. „Immergrün“ dominiert, doch ist unter je vier Sämlingen stets einer mit hinfälligen Blättern. Auch der Stengel schwankt zwischen der hohen („tall“), aufrechten („straight“), unverzweigten Form des einen und der niederen („low“), schwach geneigten („slightly inclined“) verzweigten des anderen Großelters. Dabei überwiegt „hoch“ über „niedrig“, „aufrecht“ über „geneigt“ und „verzweigt“ über „unverzweigt“. Die Blütenform liegt ebenfalls, bei Dominanz der *pallida*-Form, zwischen der beider Großeltern, wobei in der Farbe außer dem tiefen Magenta-violett der *I. aphylla* und dem hellen, klaren Blau der *I. pallida* alle möglichen Mischfarben dieser beiden vorkommen. In der Form der Samenkapsel dominiert *I. aphylla* so sehr, daß nur ganz selten die elliptischen, an beiden Enden leicht abgeplatteten und im Querschnitt ganz kreisförmigen Kapseln der *I. pallida*-Form auftreten. Für gewöhnlich sind sie stumpflich zugespitzt mit recht tiefen Rippen, wie bei *I. aphylla*. Dies ist so auffallend, daß die Samenkapsel als Kennzeichen der Bastardabkunft bei solchen Individuen gewertet werden kann, die im übrigen von einer echten *I. pallida* nicht zu unterscheiden sind. Nur in der Kapselform zeigt sich noch der Einfluß der *I. aphylla*.

Die Kreuzung *I. aphylla*×*I. germanica* liefert mehr Samen als *I. germanica*×*I. pallida*. Ihre Sämlinge variieren weniger als die aus *I. germanica*×*I. germanica* entstandenen. Alle haben tief magenta-violette Blüten, viele sind im Winter blattlos und nicht leicht von *I. aphylla* zu unterscheiden.

Sämlinge aus der Kreuzung *I. germanica*×*I. pallida* sind immergrün und es überwiegen lichte Blütenfarben.

Beide Kombinationen liefern aber keine anderen Formen, als bei der Aufspaltung *I. germanica*×*I. germanica* auch entstehen können.

Nach diesen Versuchen gehören aber auch *I. pallida* var. *Cengialti* Dykes (*I. Cengialti* Ambrosi), *I. pallida* var. *Loppio* Dykes und auch *I. pallida* var. *illyrica* (*I. illyrica* Tomm.), mit der auch die Gartenform „La Beauté“ verwandt ist, nicht mehr zu *I. pallida*, sondern müssen dem Bastard *I. germanica* zugerechnet werden, da sie in der zweiten Filialgeneration aus der Kreuzung *I. aphylla*×*I. pallida* auftreten.

Auch *I. florentina* ist nach Berckmüller eine echte *I. germanica*, die von einer gelblichen *I. aphylla*-Form abstammen soll. Berckmüller konnte aber

zu seinem Bedauern diesen Versuch nicht ausführen, da ihm eine solche *I. aphylla*, die er in Böhmen einmal auch blühen sah, nicht zur Verfügung stand.

Ganz einfach ist aber die Entstehung der *I. germanica* nicht zu erklären; denn, nebeneinanderstehend, ist *I. aphylla* bereits längst verblüht, wenn *I. pallida* zu blühen beginnt. Berckmüller nimmt daher an, daß in der Natur nur in der Nähe eines *I. aphylla*-Standortes und nur dort eine Form der *I. germanica* entstehen konnte, wo *I. aphylla* in hohen Lagen wächst, während in warmen Tälern die *I. pallida* schon frühzeitig zur Blüte kommt. Nur auf diese Art können Insekten die Kreuzung durchführen. Berckmüller weist auf die Notwendigkeit hin, diese Frage in den Südalpen und im östlichen Adriagebiet an Ort und Stelle zu untersuchen.

Er zeigt aber auch, daß, wenn *I. germanica* von Mohammedanern als Abwehr böser Geister von den Gräbern durch die spitzen Blätter bis nach Indien verpflanzt worden ist, in den meisten Fällen nur eine einzige *germanica*-Form eingeführt worden ist, und infolge deren Sterilität auch keine anderen Formen entstehen konnten. wodurch auf vegetativem Wege „Lokalrassen" entstanden.

So ist nun das *I. germanica*-Rätsel endlich aufgeklärt.

Auf die Bastardnatur verschiedener *Pogoniris*-„Arten" schließt auch Simonet[1]), und zwar auf Grund von Chromosomenstudien und Beobachtung der Reduktionsteilung. Er fand, daß die Zahl der Chromosomen bei *Pogoniris* stets ein Vielfaches von 4 ist, wobei unter den „kleinen europäischen *Pogoniris*" *I. pumila* tetraploid ist, d. h. die Zahl 2 n = 32, *I. subbiflora* Brot. und *I. chamaeiris* hingegen die Zahl 2 n = 40 aufweisen. So zeigt sich, daß diese so nahe verwandten Arten *I. pumila* und *I. chamaeiris* zytologisch besser zu trennen sind als morphologisch. Die Form *I. pumila* var. *azurea* Hort. hat 2 n = 36. Bei der Reduktionsteilung zeigen sich aber mehrere Unregelmäßigkeiten. Zunächst, in der heterotypischen Metaphase, kann man wohl 18 Gemini beobachten, wie bei einer normalen Reduktionsteilung. Simonet konnte aber die gleichzeitige Anwesenheit von trivalenten, bivalenten und univalenten Einheiten unregelmäßig über die Äquatorialplatte verstreut feststellen. Dabei wurden die verschiedensten Kombinationen beobachtet. Im allgemeinen kann man aber sagen, daß 10 bivalente und 16 univalente Chromosomen auftreten ($10_{II} + 16_{I}$). Es kamen aber auch folgende Verteilungsweisen vor: $9_{II} + 18_{I}$, $11_{II} + 14_{I}$, $8_{II} + 20_{I}$. Daraus kann man auf die Bastardnatur dieser Gartenform sicher schließen. Beachtenswert ist, daß *I. attica* Boiss. et Heldr. nur diploid ist, 2 n = 16, also gewissermaßen die Halbform von *I. pumila* darstellt.

Bei den „größeren europäischen *Pogoniris*" (Bezeichnung nach Dykes) fand Simonet die Zahlen 12 und 24. Z. B. hat *I. variegata* L. var. *multicolor* Hort. 2 n = 24. mit durchaus normaler Reduktion. *I. albicans* Lange hatte dagegen 2 n = 44 und nur sehr unregelmäßige Reduktionsteilung, z. B. nach dem Schema $16_{II} + 12_{I}$; während sich ein Teil der Chromosomen in der Äquatorialplatte einstellt, sind andere unregelmäßig im Cytoplasma verteilt, ohne die geringste Möglichkeit eines Zusammenschlusses. Auch die folgende Mitose ist sehr unregelmäßig. Einige univalente Chromosomen liegen im Cytoplasma und scheinen in die zweite Teilung gar nicht einzugehen. Ja, in der homöotypischen Anaphase befinden sich wieder neue Chormosomen außerhalb der Spindel im Cytoplasma, so daß es bei der Tetradenteilung zu abnormalen Kernzahlen kommt. Die Pollenmutterzellen enthalten bis zu 10 Mikrosporen, aber im Pollen findet man bei der Reife nicht mehr als 25—30 % guter Körner. Auch hier kann also nur eine Hybride vorliegen.

---

[1]) Simonet, M., Recherches cytologiques et génétiques chez les Iris. (Div.) Edition du Bull. Biol. de la France et de la Belgique, Paris 1932.

Bei *I. florentina* fand Simonet dagegen 2 n = 44, im Gegensatze zu Miyake[1]), der n = 12 fand, und Kazao[2]), der 2 n = 48 fand, was Simonet auf eine Verwechselung der Art durch Miyake zurückführt. Demnach meint er, daß *I. florentina* nicht zu *I. albicans* gehöre, sondern zu *I. germanica*. Allerdings stellt er fest, daß gerade in Bezug auf diese Art eine große Konfusion herrsche, indem auch Formen der *I. pallida* oft als *I. florentina* angesprochen werden.

I. germanica verhält sich in Bezug auf die Chromosomenzahlen verschieden. Einige Formen haben 2 n = 44, andere n = 24, 2 n = 48. Auch hier ganz wie bei *I. albicans* kommen sehr unregelmäßige Reduktionsvorgänge vor, wie $16_{II} + 12_{I}$, oder $15_{II} + 14_{I}$; durch Anwesenheit trivalenter Chromosomen treten dann auch $1_{III} + 13_{II} + 15_{I}$ oder $2_{III} + 13_{II} + 12_{I}$ auf. Auch hier kann die Cytologie keinen Zweifel darüber bestehen lassen, daß es sich um Bastarde handelt.

I. pallida zeigt 2 n = 24 und eine vollkommen normale Reduktion, ist also eine echte Art. Interessant ist, daß *I. pallida* var. *dalmatica* Hort. bei gleicher Chromosomenzahl 4 „Satelliten" unter den Chromosomen aufweist, während die Normalform deren nur 3 hat.

I. Kochii A. Kern. hingegen gehört nach dem Chromosomenbefund entschieden zu *I. germanica*, mit der sie die Chromosomenzahl 2 n = 44 und die anormalen Reduktionsteilungen gemeinsam hat.

Verbreitung. Für alle *Pogoniris* gilt, daß sie in Mitteleuropa zu den Seltenheiten weniger verstreuter Standorte gehören.

Relativ geschlossen ist das Areal von **Iris pumila.** (Fig. 684.) Das Zentrum des Areals und wohl auch das Schwergewicht ihres Vorkommens liegt in den Steppen Südrußlands, nördlich des Schwarzen Meeres. So berichtet Taliew (145) von der taurischen Halbinsel und den angrenzenden südrussischen Steppen, daß diese so dicht von den verschiedenartigst gefärbten bunten Flecken der *I. pumila* bedeckt sind, daß sie außerordentlich an einen prächtigen Blumengarten erinnern. Von hier aus greift das Areal nach Osten bis Sibirien und über den Kaukasus nach Transkaukasien, nach Süden über die nördlichen Gebiete der Balkanhalbinsel und vielleicht (Dykes 46) auf Teile von Kleinasien, und endlich westwärts über die Dobrudscha und Ungarn bis ins mitteleuropäische Gebiet, soweit die pannonischen Steppenelemente reichen, also nach Niederösterreich und Mähren. Nach Hayek[3]) reicht sie nirgends bis nach Böhmen. Dahingegen gibt Dykes (46) auch den Hundskogel bei Gießhübel als Fundort an. Fraglich sind die Grenzlinien im Südwesten Ungarns, da nicht gesichert ist, ob *I. pumila* auch in Kroatien und Slavonien auftritt, ebenso ihr Vorhandensein in der Herzegowina und Montenegro. In Dalmatien wird sie nur von Dykes (45) für die Gegend von Sebenico angegeben, wo sie nach diesem Autor in besonders reichen Farbvarietäten auftritt. Ob sie dort aber autochthon ist, ist aus der Angabe Dykes' nicht zu entnehmen. Auch ihr Vorhandensein in Galizien wäre nach Ascherson und Graebner noch zu überprüfen, doch sind die später gemachten Angaben Hayeks (l. c.) sicher nicht anzuzweifeln, denen zufolge *I. pumila* auch dort auftritt, und zwar bei Kolomea, wo besonders nördlich des Pruth, z. B. bei Werziac und Okrzesicńe steppenartige Formationen mit *Iris pumila* vorkommen.

Die Ausläufer der pannonischen Steppe und mit ihnen *I. pumila* dringen über die Kleinen Karpathen, so über deren südlichsten Berg, den Thebener Kogel nächst Theben an der Donau, nach Westen ins mitteleuropäische Gebiet ein. Von hier aus

[1]) Miyake, K., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. XLII, S. 83—120.

[2]) Kazao, N., Cytological Studies on Iris. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. IV. 4. ser., S. 543—549.

[3]) Hayek, Pflanzendecke Österr.-Ungarns I, S. 179.

ragen sie in mehreren Ausläufern nach Norden bezw. Nordwesten bis Süd- und Mittelmähren und nach Westen längs der Donau bis Krems und Dürrenstein in Niederösterreich. Ganz besonders die Gebiete um Wien sind reich an Standorten dieser schönen Steppenpflanze. Von den Hainburgerbergen reicht das Areal über das Leithagebirge bis ins Steinfeld bei Wiener-Neustadt bezw. Bad Fischau, und von hier nordwärts in die nähere Umgebung Wiens, wie Laxenburg bei Mödling einerseits und die ganze „Thermenlinie“ entlang über Baden, die Brühl nach Kalks-



Fig. 684. Verbreitung von *I. pumila* (östliche Art) und der Gesamtart *I. lutescens* (südliche Art). *pumila* ////, *I. lutescens* \\\\. ? fraglicher Grenzverlauf oder Standort, V zweifellos auf Verwilderung beruhende Standorte. (Nach der Literatur, B.)

burg. Der Geißberg und Kremsberg bei Wien tragen *Iris pumila*-Standorte, und im Nordwesten von Wien sind es die donauseitigen Hänge des Bisamberges, deren Bergtriften *Iris pumila* tragen und damit den Anschluß über Nikolsburg einerseits und über die Steppengebiete bei Ernstbrunn und bei Goggendorf zwischen Eggen-

burg und Sitzendorf anderseits mit dem mährischen Areal herstellen. In Mähren kommt *I. pumila* gleich nördlich von Nikolsburg auf der felsigen, geröllreichen Südseite der Pollauer Berge vor, die auf Jurakalk eine steppenartige Felstriftflora tragen. Weiter nördlich wächst sie in Steppen am Südabhang des Steinitzer Waldes bei Klobouk und ganz besonders bei Grumiř, und nicht weit davon bei Czeitsch und Auspitz. Die pannonischen *Stipa*-Steppen reichen dann durch die Täler der unteren Iglawa und Schwarzawa und auch der Kolben bei Auerschitz trägt *I. pumila*. Nach Westen dringt *I. pumila* noch längs der Thaya bis über Znaim vor, und endlich wird sie auch vom Pratzerberg bei Sokolnitz angegeben. Überall bewohnt sie also steppenartige, pannonische Einstrahlungen, oft gemeinsam mit *I. variegata*. Unerfindlich ist mir daher, wieso Himmelbauer und Stumme (80) *I. variegata* als pannonische Pflanze, *I. pumila* dagegen als „thermophile mitteleuropäische" Pflanze bezeichnen! Zeigt doch ihr ganzes Verbreitungsgebiet nur zu deutlich, daß sie unbedingt nur ein Einwanderer aus dem Osten ist, und m. E. dürfte man noch entschieden eher *I. variegata* als mitteleuropäisches, thermophiles Element bezeichnen, da diese Art, wie weiter unten gezeigt wird, unvergleichlich weiter nach Mitteleuropa vordringt! (45, 46, 80, Hayek l. c. Hegi.)

Ist *I. pumila* also eigentlich ein Einwanderer in Mitteleuropa, so müssen wir ihre südlichen großen Verwandten, *I. lutescens* und *I. virescens* völlig als Fremdlinge betrachten, die lediglich an einzelnen Punkten Fuß fassen konnten. In Zusammenhang mit der südeuropäischen *I. chamaeiris*, mit welcher Art Dykes auch die Gesamtart *I. lutescens* vereinigt, gehört sie der südeuropäischen Gruppe an (Fig. 684, verkehrte Schraffierung.) *I. lutescens* bewohnt ebenfalls Südeuropa, d. h. Italien und die Languedoc, den Balkan, das nördliche Kleinasien und die Insel Kreta, *I. virescens* dagegen aus diesem Gebiet nur einen kleineren Abschnitt, nämlich das Gebiet der nördlichen Balkanhalbinsel: Serbien, Bulgarien, Macedonien und Rumänien, bezw. in Unterarten auch Bosnien und das Banat. Infolgedessen steht dieser Gesamtart nicht der Weg längs der Donau und March offen, den alle östlichen Arten nehmen, und sie wäre damit von Mitteleuropa abgeschlossen, wenn nicht ihre Gartenkultur die Möglichkeit der Verwilderung mit sich brächte. Nur in der südwestlichen Schweiz befinden sich einige Standorte, die man eventuell als Abkömmlinge des Standortes in der Provence auffassen könnte, wenn nicht schon jenes Vorkommnis gleichfalls nur auf Verwilderung beruht, was m. E. sehr wahrscheinlich aussieht. Die genannten Schweizer Standorte der *I. virescens* liegen in den Kantonen Waadt und Wallis, wo die Unterart auf Felsen und alten Mauern bei Bex (Waadt) und in großer Menge auf Tourbillon bei Sion (Wallis) auftritt. Unbestätigt sind die Angaben über ihr Vorkommen bei Martigny, Majorie und Niedergestelen in Wallis. Die bekanntesten Verwilderungsstandorte von *I. lutescens* liegen am Eimuth bei Braubach a. Rh., in Nassau und bei Tilsit in Ostpreußen.

Die Gesamtart **I. aphylla** (Fig. 685) zeigt in ihrem Gesamtareal eine große Ähnlichkeit mit *I. pumila*. Auch sie stammt aus dem Gebiet nördlich des Schwarzen Meeres, also Süd- und Mittelrußland, von wo sie sich einerseits bis zum Kaukasus, anderseits über die nördlichen Balkanländer nach Kleinasien erstreckt. Von den nördlichen Balkanländern reicht ihr Areal über Siebenbürgen, die Bukowina und Ostgalizien nach Ungarn. Wie alle pannonischen Steppenbewohner, dringt von hier aus auch *I. aphylla* durch das Marchfeld nach Mitteleuropa vor. Dabei zeigt sich jedoch ein auffallender Unterschied gegenüber *I. pumila*. Während bei dieser tatsächlich ein, man kann sagen geschlossenes Areal verhältnismäßig wenig weit nach Mähren und Niederösterreich ragt, fehlen bei *I. aphylla* die Verbindungen zwischen den einzelnen Standorten vollständig, dafür aber dringt sie ganz außergewöhnlich weit, ja von allen Wildarten am weitesten nach Mitteleuropa ein. Dabei entwickelt die Gesamtart eine ganz außerordentliche Veränderlichkeit, vielleicht infolge der Verschiedenartigkeit der Standorte; vielleicht aber ist es gerade die

Variabilität, die eine so weite Ausbreitung ermöglichte. Diese Verschiedenartigkeit führte zur Abgliederung der *I. Fieberi* Seidl (= *I. bohemica* Fiek) und *I. hungarica* Waldst. et Kit. und mehrerer anderer, die aber von Ascherson und Graebner wieder als Varietäten mit *I. aphylla* vereinigt und nur als solche von der var. *typica* A. et Gr. unterschieden werden. Letztere soll nach genannten Autoren im westlichen Teil des Verbreitungsgebietes — im Osten bis Westungarn — die vorwiegende Form sein. Hayek[1]) hingegen bezeichnet alle böhmisch-mährischen Vorkommen, die er an-

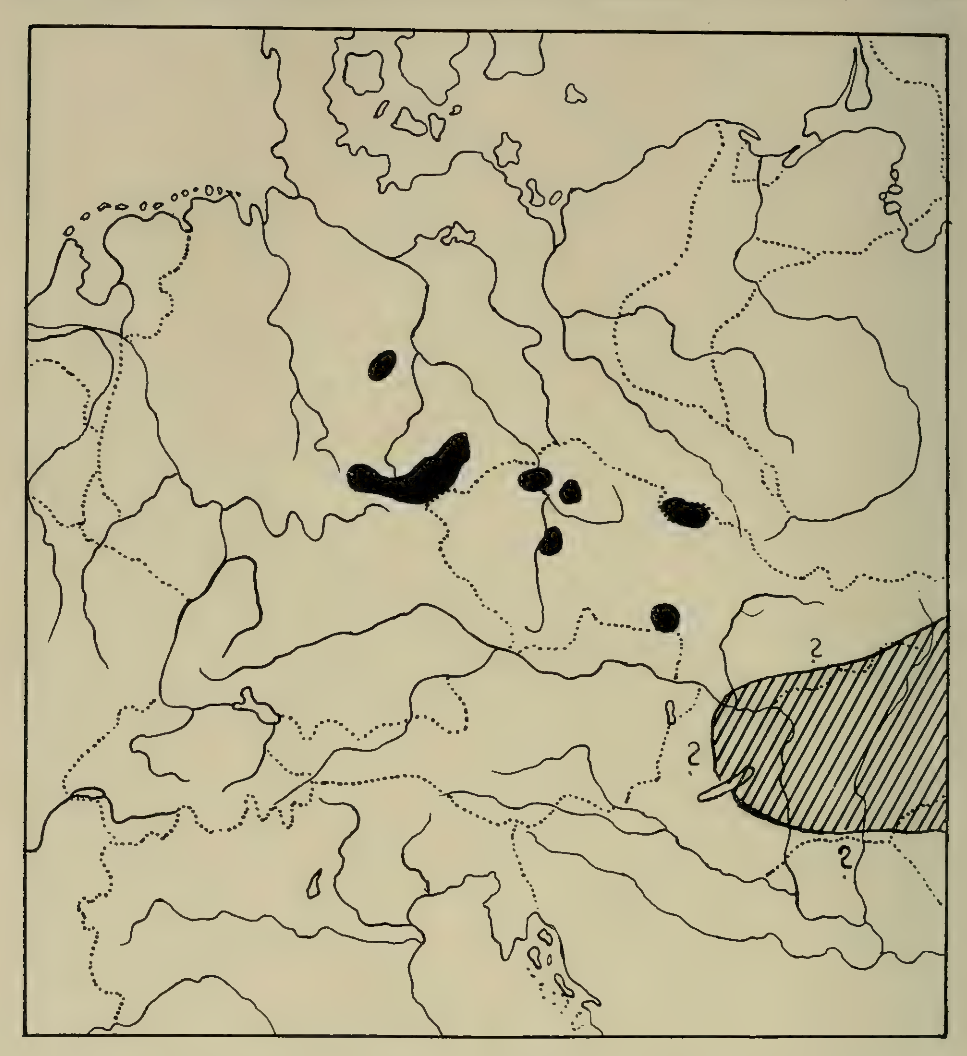


Fig. 685. Gesamtart *I. aphylla*, Verbreitung. ? fraglicher Grenzverlauf. (Nach der Literatur, B.)

führt, kurzweg als *I. bohemica*. Die starke Variabilität, selbst des Einzelindividuums, bei wechselnden Standortsverhältnissen, z. B. in Kultur, machen eben eine strikte Trennung der Formen außerordentlich schwierig, so daß die Literaturangaben einander stark widersprechen. Ich finde daraus den sicheren Ausweg durch Weg-

[1]) Hayek, Pflanzendecke von Österreich-Ungarn. I.

lassen aller Untergruppen, so daß die im folgenden angeführten Standorte in Mitteleuropa für die Gesamtart *I. aphylla* schlechtweg zu gelten haben.

Zwar isoliert vom ungarischen Wohngebiet, aber in Analogie mit anderen pannonischen Einwanderern zweifellos das Bindeglied mit Mitteleuropa, sind wieder die Pollauer Berge bei Nikolsburg in Mähren, an deren felsigen, geröllreichen Südhängen, z. B. besonders am Heiligen Berg bei Nikolsburg, der einzige mährische Standort liegt, zum Teil in Gesellschaft mit *I. pumila.* Es ist aber nicht sicher, ob dieser Standort nicht schon der Vergangenheit angehört. Es folgen nun weite Zwischenräume, einesteils bis zu den wenigen zerstreuten Vorkommen in Schlesien, über die leider keine detaillierten Angaben vorliegen, und anderseits zu den Fundorten in Böhmen. Hier tritt *I. aphylla* nur von Prag aus, in dessen nächster Nähe, bei St. Prokop und bei Kuchelbad, wo sie auf Felsen wächst, nordwärts auf, so auf den steppenähnlichen Triften an den Lehnen des Isertales bei Jung-Bunzlau, dann weiter bei Leitmeritz und endlich im Böhmischen Mittelgebirge, wo sie besonders häufig bei Lebusein ist. Wieder ohne Anschluß mit den böhmischen Standorten liegen die mitteldeutschen Wohngebiete. Hier lebt *I. aphylla* hauptsächlich im nordöstlichen Thüringen. Namentlich bekannt sind die Standorte in den Weinbergen an der Henne bei Naumburg, weiters bei Roßbach, bei Freiburg an der Unstruth und an der Steinklippe bei Wendelstein, dann auch im Lindholze bei Halle. Und wieder isoliert finden wir sie endlich in den östlichen Vorbergen des Harzes am Steinholz und Hoppelberg bei Quedlinburg und schließlich am Südabhang des Huy bei Halberstadt. Nur wenige pontische Steppenpflanzen reichen gleich weit wie sie nach Mitteleuropa; am ehesten läßt sich *Veronica spuria* mit ihr vergleichen, die gleichfalls die große Verbreitungslücke zwischen Böhmen und Mitteldeutschland zeigt und im letzteren Gebiet ebenfalls in diskontinuierlicher Verbreitung im Thüringer Becken (bei Erfurt), in der Umgegend von Halle und am Ostrande des Harzes auftritt. Die Parallele erstreckt sich übrigens auch auf das soziologische Verhalten, indem im Lindholz bei Halle und am Hoppelberg bei Quedlinburg beide Arten Bewohner der gleichen bergigen, trockenen und lichten Laubmischwälder sind. Wenn man von den nur verwilderten „Arten" absieht, kann man *I. aphylla* entschieden als d i e mitteleuropäische *Pogoniris* ansprechen.

Auch **Iris variegata** (Fig. 686) ist eine pontische Art und kann infolgedessen nach Mitteleuropa eindringen. Sie kommt aber, soweit bekannt, nur von Südrußland an westwärts vor. Über die Dobrudscha reicht ihr Wohngebiet ins nördliche Balkangebiet, d. h. Bulgarien und Serbien und über Siebenbürgen nach Ungarn. Sie wendet sich aber weiter südwestwärts als die bisher besprochenen Arten und kommt auch in Bosnien und Kroatien vor — hier am Velebit im kroatischen Küstenland bildet sie nach Dykes (45) sogar wilde Bastarde mit *I. pallida.* Ein Anschluß an das ungarische Areal ließ sich jedoch nicht sicher feststellen. Es scheint mir eher, daß diese genannten Vorkommen sich an das nordbalkanische, also serbische Gebiet anschließen. Seinerseits dürfte es jedoch dieser kroatische Wohnbezirk sein, als dessen äußersten Ausläufer wir die Kärntner Standorte anzusprechen haben, da diese durch die Alpen mehr von dem nördlicheren Ast des Areals getrennt sind. In Kärnten kommt *I. variegata* im Becken von Klagenfurt, bei Bleiburg, bei Weinzierlei nächst Wolfsberg und bei Saßnitz vor. Sonderbarerweise berichtet Dykes (l. c.) von einem Naturbastard *I. variegata* × *I. pallida* aus der Gegend von Bozen, obwohl nirgends eine Nachricht von einem Vorkommen der *I. variegata* in Südtirol auffindbar ist. Es muß sich da wohl um kultivierte Exemplare dieser Art handeln. Nördlich der Alpen reicht *I. variegata* bei weitem nicht so weit wie die vorige Art, ist aber in Niederösterreich und Mähren weitaus verbreiteter und häufiger. Schon auf den Kleinen Karpathen tritt sie, im Anschluß an das ungarische Areal, auf sonnigen Felsen auf dem Wetterlin auf. Weiter nördlich in den Beskiden zwischen Velka und Ungarisch Ostra lebt sie auf den ausgedehnten Steppenwiesen bei Lipau

und Groß-Blatnitz. Zwischen den Karpathen und dem Marchtal kommt sie bei Klein-Blatnitz und Lippau vor und dringt durch das Marchtal mit anderen Elementen der pannonischen Flora nordwestlich von Kremsier ins Tal der Hanna bis südlich von Wischau nach Větrnìk und Dražowic vor. Im südlichen Mähren wächst sie neben *I. pumila* am Südabhang des Steinitzerwaldes bei Klobouk und Grumiř und noch weiter westlich am Hadiberg nordwestlich von Brünn. Das Thayatal, an dessen Felshängen bei Frain sie wächst, bildet die Verbindung mit den Stand-

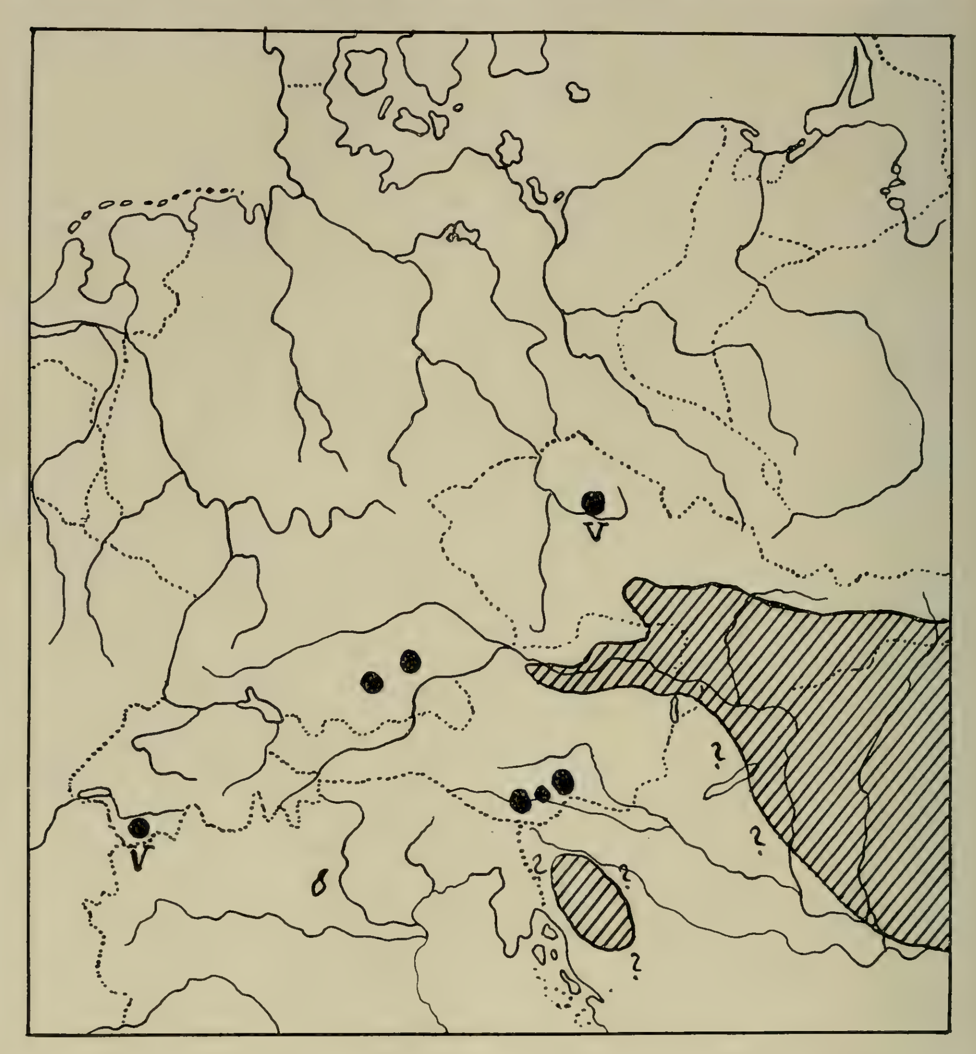


Fig. 686. *I. variegata*, Verbreitung. ? fraglicher Grenzverlauf, V (wahrscheinlich) auf Verwilderung beruhende Standorte, ● isolierte Standorte. (Nach der Literatur, B) Verbreitungstypus einer östlichen Art.

orten um Wien und im übrigen Niederösterreich. In Niederösterreich kommt sie zerstreut vor vom Leithagebirge, den Hainburger Bergen und dem Marchfeld an bis zum Wienerwald und den Hügeln bei Oberhollabrunn und Falkenstein und nördlich von Wien auf der Hochleiten zwischen Wolkersdorf und Pyrawarth. Längs

der Donau kommt sie dann noch weiter nach Westen zu bei Fraismauer und bei Krems vor, und vereinzelt noch in Oberösterreich. In Nieder-Österreich findet sich auch die schöne var. *picta*. Die letzten, allerdings ganz isoliert stehenden Ausläufer dieses nördlichen Astes befinden sich in der südlichen bayerischen Hochebene bei Echingerloh, im Allacher Forst, ferner bei Hagrein und Prielfeld bei Landshut. Früher kam sie auch bei Eching und Lohhof vor, und bis 1870 im Kapuzinerhölzel bei Nymphenburg nächst München. Ihrer Schönheit wegen viel kultiviert, verwildert sie aber auch — dank ihrer außerordentlichen Frostbeständigkeit — leicht, so am Hohentwiel und bei Ried im Lötschental im Wallis.

Iris pallida und ihre Unterarten *I. Cengialti*, *I. illyrica* und *I. Kochii*, welch letztere als eine Form von *I. illyrica* beschrieben wird, so wie diese selbst wieder von vielen Autoren zu *I. Cengialti* gezogen wird, gehören der mediterranen Gruppe von *Pogoniris* an.[1]) Infolgedessen überschreiten sie nirgends die Alpen, und nur der äußerste Süden Mitteleuropas beherbergt diese Artengruppe (Fig. 686). Die Gesamtart erstreckt sich von Westasien und zwar Syrien und Palästina über die ganze Balkanhalbinsel und Kreta längs der Adria nordwestwärts über die ganze Dalmatinische Inselwelt, Istrien und Teile von Krain bis nach Südtirol und in die angrenzenden Teile Venetiens. Zwar findet man die allgemeine Angabe: Italien, doch ist nicht mit Gewißheit zu entnehmen, welche Teile Italiens gemeint sind. Nach allem scheint es mir aber, daß eben nur der an Südtirol grenzende Teil Oberitaliens in das Areal gehört, da nirgends die Gesamtart in die Schweizer Täler eindringt, was sonst doch sehr wahrscheinlich wäre. Obwohl sonst von afrikanischen Standorten nichts berichtet wird, gibt Baker (8) an, daß sie im Atlas vorkommt. Auch in dieser Gesamtart herrscht ein ziemlich arger Wirrwarr in Bezug auf die Artabgrenzung und infolgedessen ist auch die Arealabgrenzung recht unsicher. Ich folge hier der Auffassung, daß als *I. Cengialti* lediglich die niedrige, vom Cengialto und einigen anderen südtirolischen Standorten bekannte Form zu bezeichnen wäre. Diese Form bewohnt das Felsplateau des Monte Cengialto bei Rovereto in ungeheuren Massen und erreicht nur an schattigen Plätzen eine Schafthöhe von 25 cm. Am Cengialto trifft man sie aber auch schon in geringerer Höhe (400—800 m usw.) auf den als „Slavini die San Marco“ bezeichneten Blocklehnen und auf Felsterrassen bei den an den Fuß des Cengialto gelehnten Dörfern Piove und Lizzana. Der zweite südtiroler Standort ist Doß Brione bei Riva. Ferner findet sich diese Art nur mehr in den angrenzenden Teilen Venetiens. Noch beschränkter in ihrem Vorkommen ist die vielleicht zu *I. illyrica* gehörige *I. Kochii*. Diese wächst nur hoch oben auf Felsen über dem Lago di Como, ist also eine ausgesprochene Lokalrasse. Was die eigentliche *I. pallida* anlangt, ist es schwer aus der Literatur zu entnehmen, wie weit sie im Wohngebiet mit *I. illyrica* übereinstimmt. *I. illyrica* scheint die küstenländisch-dalmatinische Form zu sein, *I. pallida* mehr alpin. Ascherson und Graebner geben für *I. illyrica* das österreichische und kroatische Küstenland, Istrien und die Inseln an. Doch scheint mir nach Adamovič (1) auch die ganze dalmatinische Küste bis Albanien von dieser Form bewohnt zu werden. (Vergl. Fig. 693). Genauere Angaben sind über *I. pallida* im ehemals österreichischen Gebiet zu erfahren. Nach Dalla Torre und Sarnthein kommt sie bei Brixen unter dem Schlosse Krakofl vor — hier vielleicht nur verwildert —, dann aber bei Deutschmetz, Terlago, oberhalb Vela am Rovajol, ferner in der Nähe von Trient bei Sardagna, am Corno di Vasone und am Monte Celva, dann östlich von Oltre-

---

[1]) Bezüglich *I. Cengialti, I. illyrica* und *I. Kochii* vergleiche auch die S. 1012 ff. eingeschobenen Mitteilungen über die Untersuchungen Berckmüllers. Wenn ich trotzdem hier noch diese Arten mitführe, so geschieht das darum, weil ich nicht davon überzeugt bin, ob B. auch wirklich diese Arten echt (vom locus natalis) zum Vergleich heranziehen konnte. Seine diesbezüglichen Angaben sind entschieden zu ungenau.

castello, im Vallunga und Val Ariana. In den engeren Bereich von *I. Cengialti* kommt sie bei Rovereto, in den von *I. illyrica* im Küstenland. An einem Punkt, nämlich bei der Bricciuskapelle am Nanos reicht ihr Areal auch noch nach Krain. Auffallend ist die Tatsache, daß sie in Südtirol bis auf 1800 m Seehöhe emporsteigt, was bei den Arten der pontischen Gruppe niemals vorkommt. Es wäre eine dankenswerte Aufgabe, die genaue Abgrenzung der Unterarten und ihrer Wohngebiete durchzuführen!



Fig. 687. *I. pallida* (Gesamtart). Verbreitung; Typus einer südlich-mediterranen Art. (Nach der Literatur, B.)

Was die übrigen „Arten“ anlangt, halte ich es für überflüssig, ein Verbreitungsgebiet festzustellen, da es überhaupt zunächst fraglich ist, ob es sich nicht um Bastarde bezw. durch uralte Kultur veränderte Formen handelt.

Von **I. squalens**, die noch am ehesten als Art angesprochen wird, wird als allgemeine Verbreitung Nord-Persien, der Kaukasus und die nördliche Balkanhalb-

insel angegeben. Das wäre also ein Areal, welches weder den pontischen noch den mediterranen Arten entspricht. Eher würde sie nach diesen Angaben der pontischen Gruppe sich nähern. Dem steht aber die auffallende Tatsache gegenüber, daß die Form nirgends nördlich der Alpen auftritt — ausgenommen natürlich in Kultur. Nur in Südtirol, im Ledrotal, bei Arco und bei Bozen-Gries und in der Schweiz im Unterengadin, wo sie eine sehr schwer zugängliche, steile Tonschieferwand westlich der Burgruine Tschanüff bei Remüs im Val Sinestia in 1200 m Seehöhe bewohnt — und zwar in einer besonderen Variante, der var. *rhaetica* Brügg. — kommt sie in Mitteleuropa vor, also durchweg an Orten, welche die Annahme einer Verwilderung sehr befürworten. Seltsamerweise wird die Angabe, daß die typische Form auch in Ungarn bei Kàloz im Comitat Stuhlweißenburg und in Slavonien bei Karlovic vorkomme, nicht bestätigt, sondern sogar angezweifelt. Es wäre auch in der Tat geradezu sonderbar, wenn diese Form, soferne sie wirklich als konstante Art zu betrachten wäre, von Stuhlweißenburg aus nirgends nördlich der Alpen eingedrungen wäre, wie das alle anderen pontischen Arten getan haben. De Bure[1]) erhielt aber aus Samen von *I. squalens* auf 12 Pflanzen 2 *I. variegata*, bei einer größeren *I. squalens*-Form auf 27 Pflanzen 16 *I. variegata* und schließt daraus auf deren Bastardnatur schon 1837.

Von der „Leitart“ dieser Artengruppe, **I. sambucina**, nimmt man ja heute bereits allgemein Bastardnatur an. Sie ist eine uralte Kulturpflanze und als solche in Italien, auf der Iberischen Halbinsel, in Südtirol, aber auch auf der Schwäbischen Alb, in Bayern nördlich der Donau und in Böhmen zwischen Podiebrad und Jicin verwildert. Weiter soll sie (Baker 8) auch in Armenien und im Kaukasus vorkommen. Ihre Herkunft ist aber ganz unbekannt.

Genau das gleiche gilt von der **Germanica**-Gruppe.[2]) Auch in dieser liegt eine alte Kulturpflanze vor, deren Abstammung und Herkunft niemand ermitteln kann. In Deutschland ist sie jedenfalls ganz zweifellos nur aus der Kultur entsprungen. Aber dasselbe ist bei allen anderen Fundorten ebenfalls anzunehmen. G. P. Baker[3]) fand *I. germanica* selbst in Kashmir, den Pyrenäen, im Hoch-Atlas in Marokko und in Macedonien und bekam Exemplare aus Armenien, Kirman, Persien, der Türkei und vom Berge Athos, aber stets waren zweifellose Reste von früheren Gebäuden, also alter Kultur, vorhanden. Baker erachtet die Unverwüstlichkeit der Schwertlilienrhizome für die Hauptursache dieser Verstreuung, die nach seiner Ansicht namentlich durch Pilger — christliche wie mohammedanische — verschleppt und dadurch verbreitet worden sind. Als Lokalrassen sind aus dieser Gruppe *I. benacensis* Kern. von den Kalkfelsen oberhalb Arco am Gardasee und *I. florentina* zu nennen, welch letztere namentlich um Florenz viel kultiviert und verwildert vorkommt. Schweinfurth fand diese schöne Form in den Hochgebirgen Südarabiens, von wo sie wohl über Ägypten eingeführt wurde und nun im Mittelmeergebiet, z. B. in der Provence, an der Riviera, im österreichischen Küstenlande, Dalmatien, Herzegowina und Montenegro vielfach eingebürgert ist. Ihre mutmaßliche Stammform, *I. albicans* Bak., fand G. P. Baker, wie er mir mitteilt, überall, wo auch *I. germanica* auftritt. Also kann man auch von ihr keine ursprüngliche Heimat feststellen. Die Zahl der Verwilderungsstandorte der *I. germanica* in Mitteleuropa ist außerordentlich groß, so daß es begreiflich wird, daß dieser Fremdling den Namen „Deutsche Schwertlilie“ erhalten konnte. So findet man sie in Deutschland im Elsaß bei Florimont (Heimburg bei Türkheim), auf den Vorbergen der Hochvogesen (besonders am Letzeberg), am Bodensee

---

[1]) De Bure, Observations sur la reproduction des Iris par le semis. Ann. Soc. Roy. d' Hort. de France XX. (1837), S. 344—348.

[2]) Vergleiche S. 1012 ff. Nachtrag während der Drucklegung.

[3]) Briefliche Mitteilung.

bei Meersburg und Überlingen, im Rheingebiet am Isteiner Klotz (Oberbaden) bei Freiburg, Baden-Baden, Durlach, Heidelberg, Dürkheim usw., im Nahetal, bei Grötzingen, Teck, Eybach, Rosensheim und Ulm im Bereiche der Schwäbischen Alb, ferner in Franken bei Streitberg, Eichstätt, Windsheim, Michelau, Schweinfurt, Würzburg, Prappach, Zeil und Krems (Bezirk Haßfurt), im nördlichen Thüringen und im Saaletal bei Halle. Im heutigen Österreich kommt sie am Ardezzenberg im Vorarlberg und im Lavanttal bei Friesach und Tiffen in Kärnten vor; in Mähren findet man sie verwildert bei Znaim, Austerlitz und Ungarisch-Hradisch und endlich vielfach in Südtirol und der Südschweiz. Es gibt aber zweifellos außer diesen ,,berühmten" Standorten noch unzählige kleine Verwilderungsstandorte. Denn es gibt kaum eine anspruchslosere, widerstandsfähigere und zähere Gartenpflanze als diese. G. P. Baker schreibt von ihr: ,,You cannot kill the rhizome". Und das ist zweifellos die Ursache ihrer weiten Verbreitung.

Standortsverhältnisse. Alle *Pogoniris* sind ausgeprägte Xerophyten. Sie verlangen Sonne, Kalk und durchlässigen Boden. Wo die Bodenreaktion durch Kalkmangel sauer wird oder die Erde stagnierende Nässe enthält, tritt leicht die durch *Pseudomonas Iridis* hervorgerufene Rhizomfäule ein. Der Wurzelstock wird durch diese Krankheit schleimig, und zwar tritt der Kollaps gerade unmittelbar vor Beginn der Blütezeit ein. Dagegen sind sie, wo sie geeignete Standortsverhältnisse, d. h. heiße, trockene Sommer vorfinden, im Gegensatz zu den *Apogon*-Arten, schwer auszurotten. Es ist aber trotz des Kalkbedürfnisses nicht notwendig, daß sie nur Kalkfelsen bewohnen. *I. variegata* ist zum Beispiel im Hegau auf Basalt verwildert, *I. squalens* bei Remüs auf Tonschieferfelsen, *I. germanica* bei Halle auf Porphyrfelsen. Offenbar kann an diesen Plätzen durch die starke Trockenheit der Boden nicht leicht versauern, so daß der Kalk in reiner Form entbehrlich ist.

In Bezug auf die natürlichen Standorte können wir wieder deutlich eine Verschiedenheit zwischen der pontischen und der mediterranen Artengruppe feststellen. Die pontischen Arten sind Steppenpflanzen, die mediterranen Felsbewohner. Allerdings kommen auch die pontischen Steppenbewohner auf Felsen vor, wie ja überhaupt Geröll- und Felsfluren oft steppenartigen Vegetationscharakter aufweisen, doch ist die überwiegende Mehrzahl der natürlichen Standorte in Mitteleuropa steppenartig. Die thermophileren Mediterranarten dagegen bevorzugen stets heiße, südexponierte Felsen und Geröllformationen.

Unter den pontisch-pannonischen Arten ist natürlich die kleine *I. pumila* die anspruchsloseste. Am besten läßt sich dies an den Steppen der Ungarischen Tiefebene zeigen, die von der, nur der *Iris arenaria* genügenden Flugsandflächen alle möglichen Übergänge zeigt. *I. pumila* gedeiht in der Sandsteppe schon dort, wo einjährige Kräuter und psammophile Stauden eben den Sandboden befestigt haben. So kommen *I. pumila* und *I. arenaria* in der Federgrassteppe (*Stipetum pennatae*) wiederholt gemeinsam vor. Sandsteppen bewohnt *I. pumila* — um nur ein außerhalb Mitteleuropas liegendes Beispiel zu nennen — bei Nagy-Köros in Gemeinschaft mit *Polygonum arenarium*, *Kochia arenaria*, *Corispermum nitidum*, *C. canescens*, *Alyssum tortuosum*, *Tunica prolifera*, *Astragalus varius*, *Onobrychis arenaria*, *Vinca herbacea*, *Echium altissimum*, *E. rubrum* usw. Weit anspruchsvoller ist schon *I. variegata*. Diese kommt im ungarischen Tiefland erst in der Goldbartflur vor, in der der Sandboden schon reicher mit Humus vermischt ist, und daher die Steppe bereits mehr wiesenartig wird. Die *Stipa*-Arten treten hier wesentlich gegenüber *Andropogon Gryllus* und *A. Ischaemum* zurück, und namentlich letzteres Gras finden wir auch in Mähren etc. fast als typischen Begleiter dieser Art. Am anspruchsvollsten ist *I. aphylla*, deren ungarische Form, *I. hungarica* nur seltener in die eigentliche Sandsteppe heraustritt, sondern mehr auf steppenartigen Triften und Bergwiesen wächst, auf letzteren im Bereich der Karpathen sogar mit *I. spuria*. Da wir nun in Mitteleuropa ausgesprochene Sandsteppen nicht haben, ist leicht die

Möglichbkeit geboten, daß die genannten *Iris*-Arten an gemeinsamen Standorten auftreten. *I. aphylla* zeigt aber auch da ihre selbständigen Ansprüche und kommt, wie wir oben gesehen haben, überhaupt nicht viel im Gebiet der beiden anderen Arten vor. An ihrem einzigen Standort in Mähren, an der Südseite der Polauer Berge bei Nikolsburg tritt sie in steppenartigen Triften auf Gerölle eben mit *I. pumila* gemeinsam auf. An anderen Begleitern seien hier genannt: *Festuca glauca*, *F. vallesiaca*, *Carex supina*, *Allium montanum*, *A. flavum*, *Minuartia setacea*, *M. Jacquini*, *Alyssum montanum*, *A. Arduini*, *Hesperis tristis*, *Sempervivum soboliferum*, *Dictamnus albus*, *Seseli Beckii*, *Astragalus Onobrychis*, *A. austriacus*, *Phlomis tuberosa*, *Teucrium Botrys*, *Vincetoxicum officinale*, *Scorzonera austriaca*; dazu kommen aber auch subalpine Elemente, wie *Poa badensis*, *Sesleria varia*, *Dianthus plumarius*, *Sorbus Aria* und sogar *Saxifraga Aizoon* und *Arenaria grandiflora*. Dieser Standort leitet, wie man sieht, schon über zur Felsenformation. Ausgeprägt steppenartig sind jedoch die Standorte der *I. aphylla* bei Jung-Bunzlau. Hier bewohnt sie die Lehnen des Isertales mit ausgesprochenen Steppenelementen wie: *Andropogon Ischaemum*, *Stipa pennata*, *St. capillata*; an weiteren Begleitern wären dort zu nennen *Dianthus Carthusianorum*, *Aristolochia Clematitis*, *Anemone patens*, *A. nigricans*, *Clematis recta*, *Trifolium rubens*, *T. montanum*, *Astragalus Onobrychis*, *Geranium sanguineum*, *Seseli annuum*, *Verbascum phoeniceum*, *Veronica spicata* subsp. *orchidea*, *Odontites lutea*, *Aster Linosyris*, *A. Amellus*, *Anthemis tinctoria*, *Artemisia Absinthium*, *A. pontica* und *A. scoparia*. Auch im Bereiche ihres mitteldeutschen Vorkommens gibt sich *I. aphylla* sowohl hinsichtlich der Natur der von ihr besiedelten Standorte, wie auch hinsichtlich ihrer Vergesellschaftung deutlich als Steppenpflanze zu erkennen. In den von E. Kaiser[1]) mitgeteilten Bestandsaufnahmen finden wir sie z. B. verzeichnet als Bewohner der „Graslilienheide" an der Neuen Mühle bei Freyburg a. d. Unstruth, einer durch besonderen Reichtum an *Anthericum ramosum* ausgezeichneten Fazies auf durch reiches Skelett, hohen Kalk- und geringen Humusgehalt charakterisierten Kalkschotterlehnen, wo von Zwergsträuchern, z. B. *Helianthemum canum*, *Teucrium chamaedrys* und *T. montanum*, von Grasartigen *Brachypodium pinnatum* und *Carex supina* wachsen, während aus der übrigen Begleitflora z. B. noch *Anemone pratensis*, *Anthericum Liliago*, *Eryngium campestre*, *Geranium sanguineum*, *Globularia vulgaris*, *Inula hirta*, *Linum tenuifolium*, *Peucedanum Cervaria*, *Salvia pratensis*, *Seseli Hippomarathrum* und *Thalictrum minus* erwähnt seien. Durch besonderen Artenreichtum ausgezeichnet ist ferner ein Schafschwingelrasen an der Steinklöbe bei Vitzenburg an der mittleren Unstrut, der neben der vorherrschenden *Festuca ovina* auch noch *Avena pratensis*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex supina*, *Festuca vallesiaca*, *Stipa capillata* und *St. pennata* enthält und in dessen Begleitflora neben *Iris aphylla* z. B. noch *Adonis vernalis*, *Anemone pratensis*, *Astragalus exscapus*, *Aster Linosyris*, *Campanula bononiensis*, *Erysimum crepidifolium*, *Inula hirta*, *Peucedanum Cervaria*, *Oxytropis pilosa*, *Scabiosa ochroleuca*, *Scorzonera purpurea*, *Seseli annuum*, *Stachys recta* und *Verbascum phoeniceum* besondere Erwähnung verdienen. Neben solchen offenen „Steppenheiden" besiedelt *I. aphylla* hier auch gern den von Kaiser im Anschluß an Gradmann „Steppenheidewald" genannten, von Drude in seiner Bearbeitung des Herzynischen Florenbezirkes unter dem Namen „lichte Haine und Buschgehölze" geführten Formationstypus, der im Lindholz bei Halle, wo, wie in der ganzen näheren Umgebung von Halle, die Rotbuche fehlt, seine vielleicht reinste Ausprägung als lichter bis mäßig schattiger und besonders am Rande unterholzreicher (u. a. *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *P. fruticosa*) Eichenmischwald zeigt. Am Standort der *I. aphylla* selbst wachsen hier insbesondere noch *Muscari comosum* und *Inula*

---

[1]) E. Kaiser, Die Steppenheiden in Thüringen und Franken zwischen Saale und Main. Erfurt 1930.

Conyza; aus der sonstigen reichen Flora dieses Waldes seien z. B. noch *Chrysanthemum corymbosum, Corydalis pumila, Dictamnus albus, Lithospermum purpureo-coeruleum, Lactuca quercina, Veronica spuria* und *Viola collina* genannt, denen sich am sonnigen Ostrande auch Arten wie *Bupleurum falcatum, Carex supina* und *Stipa pennata* hinzugesellen. Durch ihr Auftreten in Laubwäldern weicht *I. aphylla* stark von *I. pumila* ab. Sie zeigt dadurch ein geringeres Bedürfnis nach Insolation und das mag der Grund sein, weshalb sie viel weiter nach Mitteleuropa vorzudringen imstande war.

Ein gemeinsames Auftreten von *I. pumila* und *I. variegata* können wir auf den Steppen und Triften am Südhang des Steinitzer Waldes bei Klobouk und Grumiř beobachten. Den Steppencharakter dieser Hänge zeigt namentlich das Vorhandensein von *Stipa pennata* an. Hier begleiten die beiden noch *Carex humilis, Thesium Dollineri, Melandryum viscosum, Astragalus austriacus, A. asper, Seseli varium, Echium rubrum, Phlomis tuberosa, Artemisia austriaca, Senecio campestris, Cirsium pannonicum* und *Jurinea mollis*. In ausgeprägt steppenartigen Formationen sehen wir *I. variegata* auch bei Wischau im Tal der Hanna in Mähren; *Andropogon Ischaemum, Stipa capillata, Allium montanum, Anemone grandis, Adonis vernalis, Oxytropis pilosa, Peucedanum Cervaria, Polygala major, Phlomis tuberosa, Campanula sibirica, Asperula cynanchica, Aster Amellus, Hypochoeris maculata* u. a. zeigen den Steppencharakter, und ebenso ist auch ihr Standort zwischen Marchtal und Kleinen Karpathen bei Klein Blatnitz und Lippau durch *Dianthus Pontederae, Adonis vernalis, Anemone grandis, Clematis recta, Lathyrus pannonicus, Bupleurum falcatum, Peucedanum Cervaria, Cirsium pannonicum* etc., also zum Teil durch die gleichen Arten wie in der Hanna als steppenartige Formation gut charakterisiert.

Auch die heißen Granithänge der Wachau, zum Teil auch des Kamptales in Niederösterreich, wo beide Arten (*I. pumila* und *I. variegata*), wenn auch nicht unmittelbar nebeneinander auftreten, zeigen vielfach Steppencharakter. Hier findet man *Stipa pennata* und *St. capillata, Melica ciliata, Koeleria gracilis, Poa badensis, Carex humilis, Allium flavum, Minuartia verna, Silene Otites, Erysimum canescens, Isatis tinctoria, Linum tenuifolium, Seseli Beckii, Orlaya grandiflora, Cytisus nigricans, Onosma austriacum, Thymus lanuginosus, Linaria genistifolia, Campanula sibirica, Asperula glauca, Centaurea rhenana, Chondrilla juncea* und manche andere Pflanze, die den pannonischen Steppencharakter zeigt.

Auch außerhalb des Gebietes finden wir *I. pumila* oft in ganz der gleichen Assoziation von Steppencharakter wie bei Kolomea, wo wir unter anderen auch wieder *Andropogon Ischaemum, Clematis recta, Aster Amellus* vorfinden, die geradezu als typische Begleiter erscheinen. Es würde nur eine ständige Wiederholung der Artenliste bedeuten, wollte man die Begleiter von *I. pumila* und *I. variegata* auf ihren steppenartigen Standorten vergleichen.

Abweichend von diesen angeführten Standorten sind die Bergtriften, auf denen beide genannten Arten gerne auftreten. So findet man — wenn auch selten — *I. variegata* auf den Bergtriften des Hadiberges bei Brünn. Die als tonangebende Bestandteile dieser Triften auftretenden Arten: *Carex Michelii, Andropogon Ischaemum, Stipa pennata, Anemone grandis, Potentilla arenaria* und *Cytisus procumbens* zeigen aber deutlich, daß diese Trift einen recht steppenartigen Charakter besitzt, so daß uns das Auftreten von *I. variegata* nicht wundert. Neben diesen Leitarten treten auch noch andere Steppenbewohner auf, wie *Dictamnus albus, Scorzonera purpurea, Sideritis montana, Lithospermum purpureo-coeruleum, Geranium sanguineum, Cotoneaster integerrima* und selten *Himantoglossum hircinum*. Unter ähnlichen Verhältnissen wächst *I. pumila* auf den Triften des Bisamberges bei Wien, wo sie mit *Koeleria gracilis, Stipa pennata, Ophrys muscifera, O. fuciflora, O. aranifera, O. apifera, Himantoglossum hircinum, Anemone silvestris, Cytisus Kitaibelii, Geranium sanguineum, Polygala major, Vinca herbacea, Phyteuma orbi-*

culare, *Buphthalmum salicifolium*, *Scorzonera hispanica*, *Hieracium pannonicum* und anderen auftritt. Hier ist, wie schon die Orchideen andeuten, der Triftcharakter ausgeprägt. Außerhalb des Gebietes verdient namentlich die „dazische Bergtrift" Hayeks in Siebenbürgen und dem Banater Bergland Erwähnung, auf welcher *I. variegata*, aber selbst *I. spuria* vorkommt. Den Hauptanteil dieser Formation bilden Leguminosen, z. B. *Cytisus nigricans*, *C. banaticus*, *C. elongatus*, *C. albus*, *C. pallidus*, *Genista pilosa*, *G. pubescens*, *G. virgata*, *G. lasiocarpa*, *Medicago falcata*, *Trifolium pallidum*, *T. pratense*, *T. medium*, *T. szaroniense*, *T. Molinerii*, *T. montanum*, *T. strictum*, *Dorycnium herbaceum*, *Lotus corniculatus*, *Astragalus Rochelianus*, *A. monspessulanus*, *Coronilla Emerus*, *C. varia*, *Onobrychis alba*, *Vicia serratifolia*, *V. Cracca*, *Lathyrus pratensis*, *L. Hallersteinii* und *L. silvestris*. An Gräsern treten auf der Dazischen Bergtrift *Danthonia calycina*, *Andropogon Ischaemum*, *A. Gryllus*, *Festuca vallesiaca*, *Bromus fibrosus* und *B barcensis* auf[1]).

I. aphylla und *I. variegata* kommen aber sogar in lichten Gehölzen vor, und zwar tritt letztere bei Kis-Kun-Halas nächst Maria Theresiopel (Szobadka), sogar in den Resten der dort ursprünglichen Eichenwälder mit *Ligustrum vulgare*, *Valeriana officinalis* usw. auf. Sonst liebt diese Art höchstens Buschgehölze, wie auf der Hochleiten zwischen Wolkersdorf und Pyrawarte bei Wien, wo sie mit *Prunus nana*, *Peucedanum officinale*, *Lavatera thuringiaca* und *Polygonatum multiflorum* zusammen vorkommt. *I. aphylla* kommt gleichfalls auf sonnigen Waldwiesen und in lichten Laubwäldern vor, worüber bereits oben nähere Angaben gemacht wurden.

Endlich kommen alle drei pontischen Arten nicht selten auf Felsen vor, die ja als besonders heiße Standorte oft von Steppenpflanzen besiedelt werden. *I. pumila* und *I. variegata* besiedeln z. B. die Kalkfelsen des Bükkgebirges in den Südwest-Karpathen gemeinsam mit *Ceterach officinarum*, *Adonis vernalis*, *Aconitum Anthora*, *Erysimum Willmanni*, *Hesperis Vrabelyana*, *Bupleurum falcatum*, *B. longifolium*, *Scorzonera hispanica* u. a. m. Bei Nagy Szál wächst *I. pumila* mit *Anemone grandis*, *Minuartia setacea*, *Draba lasiocarpa*, *Erysimum crepidifolium*, *Globularia Willkommii*, *Seseli leucospermum* und *Paronychia Kapela* auf den steilen Südwänden gegen die Donau. Ebenso wächst sie am Thebener Kogel bei Hainburg nicht auf den Bergtriften, sondern mit *Allium flavum* und *Alyssum Arduini* an felsigen Stellen. In Mähren wächst *I. pumila* und — zumindest früher — auch *I. aphylla* auf den felsigen und geröllreichen Südhängen der Pollauer Berge bei Nikolsburg. *I. aphylla* wächst auch bei Prag auf Felsen, so bei St. Prokop mit *Thalictrum foetidum* und *Helianthemum canum*, und bei Kuchelbad mit *Stipa Tirsa*, *St. pennata*, *St. capillata*, *Carex Michelii*, *Allium montanum*, *A. rotundum*, *Anthericum Liliago*, *Thalictrum minus*, *Alyssum Arduini*, *Erysimum erysimoides*, *Sempervivum soboliferum*, *Teucrium chamaedrys*, *Asperula glauca*, *Aster Linosyris* und Buschwerk von *Quercus pubescens*, *Crataegus Oxyacantha*, *Rosa gallica*, *R. rubiginosa* und *Viburnum Lantana*. *I. variegata* tritt bei Frain an den Felshängen des Thayatales mit *Andropogon Ischaemum*, *Stipa capillata*, *Melica ciliata*, *Allium montanum*, *Anemone grandis*, *A. nigricans*, *Aconitum Anthora*, *Biscutella laevigata*, *Bupleurum falcatum*, *Libanotis montana*, *Cotoneaster integerrima*, *Rosa gallica*, *Stachys germanica*, *St. recta*, *Linaria genistifolia*, *Vincetoxicum officinale*, *Asperula glauca*, *Achillea Neilreichii*, *Centaurea rhenana*, *C. variegata*, *Hieracium echioides* u.a. m. auf, also unter ähnlichen Verhältnissen wie *I. aphylla* bei Prag. Ganz gleich sind aber auch die Felsenstandorte von *I. pumila* in Mähren und Niederösterreich, so daß sich deren genaue Beschreibung erübrigt.

Diese letztgenannten Standorte ähneln sehr denen der südlichen Artgruppe, die stets Felsen oder Gerölle besiedelt. Man kann die Wuchsverhältnisse der süd-

[1]) Bezüglich anderer Arten vergl. *I. spuria* S. 989.

lichen Arten kaum besser schildern, als Kerner in seinem Bericht über seinen Besuch am Cengialto das Massenauftreten der *I. Cengialti*[1]), der wohl am besten teilweise wörtlich wiedergegeben sei: „.... Ein unvergleichlicher Anblick bot ich mir dar, als ich den Rücken des Cengialto erstiegen hatte, der sich als ein breiter, mit niederen Wäldchen aus Manna-Eschen, Zürgelbaum und *Quercus pubescens* und grasigen, von Orchideen durchspickten Rasen bedecktes Plateau ausbreitet. Hier stand nämlich die prächtige *Iris* eben in vollster Blüte und ihre unzähligen, hellblauvioletten Perigone bildeten einen wunderbaren Kontrast zu den goldgelben Trauben des gleichfalls vollüber blühenden *Cytisus sessilifolius*, dessen dicht geschlossene Massen zwischen den niederen Gehölzmassen und den Rasenflächen gleichsam als Zwischenlagen sich einschalteten. Die Lieblingsplätze, welche *Iris Cengialti* hier bewohnt, sind die kleinen felsigen Stufen, welche die Fläche des Plateaus unterbrechen. Diese Stellen überwuchert sie in so dichtem Schlusse, daß oft nur ein paar *Sedum*- oder *Sempervivum*-Arten oder einige Exemplare der *Plantago sericea* neben ihr Platz finden, und auf diesen niederen, sonnigen Terrassen und Gesimsen erreicht ihr Schaft in der Regel nur 15 cm. An mehr schattigen Stellen dagegen fand ich auch Exemplare mit 25 cm Schafthöhe nicht selten, ja einzelne Stücke auf tiefgründigem, schwarzem Boden im Schutze des Buschwerkes erreichten selbst die Höhe von 30 cm." Auch im Aufstieg fand Kerner die *I. Cengialti* in dem „Slavini di San Marco" in einem ungeheuren Blockgewirre und zwar mit *I. sambucina* vergesellschaftet und auf Felsterrassen bei Piove und Lizzana. Auf halber Bergeshöhe in einer kleinen Felsschlucht („Val Scutella") stand sie in Gesellschaft von *Daphne alpina*, *Coronilla minima*, *Plantago serpentina*, *Leontodon crispus*, *L. incanus* und eines Bastardes dieser beiden *Leontodon*-Arten.

Auch die nächstverwandte *I. illyrica* bewohnt nach Adamović (1) in den Adrialändern die Sonnenseiten von Felsblöcken, die sie mit *Agave americana*, *Capparis rupestris*, *Edraianthus*-Arten, *Euphorbia dendroides*, *E. Myrsinites*, *E. veneta*, *Inula candida*, *Phagnalon rupestre*, *Sesleria argentea*, *S. robusta*, *Statice cancellata* u. a. teilt. Besonders an den sonnigen Felsabstürzen des Petka bei Dubrovnik tritt *I. illyrica* in Tausenden von Exemplaren mit *Convolvulus Cneorum*, *Vincetoxicum adriaticum*, *Euphorbia spinosa*, *Cerastium campanulatum*, *Koeleria splendens* und *Sesleria argentea* auf. In derselben Weise werden von ihr auch sonnige, nicht gemörtelte Mauern besiedelt, oft in ganz dichtem Verbande mit *Pallenis croatica*, *Nigella damascena*, *Ruta divaricata*, *Inula candida* und *Dianthus dalmaticus*. An sonnigen Felsen rückt sie sogar an die unmittelbare Meeresküste mit typischen Uferfelsarten, *Capparis rupestris*, *Lotus edulis*, *L. cytisoides*, *Statice cancellata*, *St. reticulata*, *St. articulata*, *Anthyllis barba-Jovis*, *Lavatera arborea*, *Crithmum maritimum*, *Matthiola*- und *Brassica*-Arten und echten Felselementen wie *Inula candida*, *Helichrysum italicum*, *Convolvulus Cneorum*, *Sesleria argentea*, *Euphorbia dendroides* u. a. Niemals aber besiedelt sie Felstriften, die den pannonisch-pontischen Arten gewiß als günstiger Standort dienen würden. Es ist offenbar diesen mediterranen Arten ein so großes Wärmebedürfnis charakteristisch, daß sie selbst in den Adrialändern nur die heißesten, trockensten Plätze besiedeln. Wie schon oben gezeigt wurde, bewohnt auch *I. lutescens* sensu latiore, soweit sie nach Mitteleuropa vordringt, stets nur Felsen und Gerölle.

Was nun die Standortsverhältnisse der Arten zweifelhafter Herkunft anlangt, also *I. germanica*, *I. sambucina* und *I. squalens*, so verhalten sich diese im allgemeinen intermediär, d. h. sie besiedeln meist sowohl steppenartige wie felsige Standorte. *I. sambucina* scheint im allgemeinen steiniges Gebiet zu bevorzugen, wächst aber auch auf sonnigen Hügeln und z. B. bei Rozdalowitz in Böhmen in Triftformationen,

[1]) Aus Dalla Torre und Sarnthein, Fl. d. gefürst. Grafschaft Tirol. VI/1 (1906), S. 497—498.

hier mit *Gladiolus imbricatus* und *Cytisus austriacus* gemeinsam. *I. squalens* kommt auch im Gebüsch vor und ebenso *I. germanica*, die z. B. an den Donauufern bei Komorn häufig verwildert auftritt. Im allgemeinen scheint sich aber auch *I. germanica* mehr mediterran zu verhalten und Felsen und Mauern zu bevorzugen, wie sie beispielsweise in der Wachau auf Felsen in Gesellschaft von *Alyssum Arduini* und *Isatis tinctoria* verwildert auftritt. In der Schweiz bei Remüs tritt aber auch *I. squalens* in Felswänden auf und zwar sogar in einer für die mediterranen Arten so charakteristischen Umgebung, daß sie sogar für ursprünglich wild gehalten wird.[1]) Begleitet wird sie dort von *Tunica saxifraga, Saponaria ocymoides, Lychnis flos-Jovis, Coronilla vaginalis, Oxytropis pilosa, Dracocephalum austriacum, Odontites lutea, Thesium montanum, Euphorbia carniolica, Scabiosa agrestis, Andropogon Ischaemum, Lasiagrostis Calamagrostis, Stipa pennata, Carex humilis* etc., und als unmittelbarem Nachbarn von *Cytisus radiatus*. Die endemische *I. benacensis* endlich bewohnt die Kalkfelsen oberhalb Arco am Gardasee und ist so durch Heimat und Standort als südliche Art charakterisiert.

Schanderl[2]) beobachtete *I. germanica* bei Würzburg, wo sie nach Garcke aus früheren Burggärten verwildert auftritt. Sie kommt dort an drei Standorten vor, an einem sogar im Stadtbereiche Würzburgs selbst auf den steilen Südhängen des Festungsberges, im sogenannten „Leistengrunde". Ausnahmslos haben diese Standorte Südexposition und sind extrem trocken. Vergeblich suchte Schanderl nach Exemplaren auf den Westhängen. Er betrachtet als die Ursache, die *I. germanica* befähigt, so extrem trockene Plätze mit *Peucedanum Cervaria, Bupleurum falcatum* und anderen hochangepaßten Xerophyten zu besiedeln, die dicke, wasserspeichernde Grundachse, die die oberirdischen Teile an Gewicht übertrifft. Der Quotient O : U $\left(= \frac{\text{Frischgewicht der oberirdischen Teile}}{\text{Frischgewicht der unterirdischen Teile}}\right) = 0.35$. Nur dadurch kann sie, wie Schanderl meint, nicht nur mit anderen Xerophyten erfolgreich konkurrieren, sondern auf sonst kahlen Felsvorsprüngen sogar die Alleinherrschaft wahren.

Die vertikale Verbreitung zeigt keinen großen Spielraum, was schon allein im Wärmebedürfnis begründet sein mag. Nur in sehr warmen Landstrichen wird eine größere Höhe erreicht. So steigt *I. pallida* in Südtirol auf 1800 m an; *I. Cengialti* wächst am Cengialto nur in Höhen von 400—800 m s. m., *I. sambucina* kommt in Tirol bis auf 1000 m Seehöhe. Sehr hoch kommt auch, entsprechend der Härte dieser Art, *I. aphylla*, die in Siebenbürgen auf 1200 m ansteigt (Kerner) und in Savoyen in der Montagne d'Arcluzaz in 1700—1800 m Seehöhe vorkommen soll. Diese letztere Angabe bedarf aber erst der Nachprüfung. Die größte Höhe erreicht *I. virescens* var. *bosniaca* allerdings in Montenegro, bis 2000 m, und in Bosnien am Gipfel des Trebević bei Sarajevo 1600 m, während *I. lutescens* in Montenegro nur 1000 m erreicht (am Kčevski Sisac). *I. variegata* ist zwar auch äußerst winterhart, steigt aber doch in Siebenbürgen nur 337—450 m hoch. Ebenso zeigt sich *I. pumila* als ein Kind der Ebene und des Hügellandes und steigt nur bis auf 650 m an. Jedenfalls sind alle Standorte über 1000 m nur im südeuropäischen Klima

[1]) So wenigstens von Hegi (Ill. Flora von Mitteleuropa, Bd. II, S. 290). Dagegen bemerkt Braun-Blanquet (Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den schweizerischen Nationalpark, Beitr. z. geobot. Landesaufnahme der Schweiz, H. 4, 1918, S. 16): „Ursprünglich wohl von den Burgvögten eingeführt, jetzt aber zahlreich die Grasbänder der Felsen gegen Val Sinestra schmückend."

[2]) Schanderl, Ökologische und physiologische Untersuchungen aus der Wellen- und Muschelkalkflora des Maintales zwischen Würzburg und Hambach. Planta X, 1933, S. 757 ff.

möglich. Im eigentlichen Mitteleuropa müssen wir die *Pogoniris*-Arten als Bewohner des Hügellandes ansprechen. In noch wärmeren Ländern können sie aber zweifellos auch bedeutendere Höhen erreichen, wie *I. germanica* und *I. albicans*, die I. P. Baker im Hoch-Atlas sammelte, und ebenso steigt *I. pallida* im Hohen Atlas bis auf fast 7000 Fuß.

Heinricher (72) machte gelegentlich seiner Selektionsversuche an *I. pallida* einige beachtenswerte ökologische Beobachtungen. Dadurch, daß, wie unten ausführlicher gezeigt wird, hemmende oder fördernde Einflüsse eine schwächere oder vollkommenere Ausbildung der atavistischen Glieder herbeiführten, war es möglich, diese deutlicher als bei Pflanzen mit normalen Blüten zu erkennen. Unter den hemmenden Einflüssen fallen außer Erkrankungen an „Bakteriose" und Engerlingfraß, unter denen die Pflanzen stark zu leiden hatten (im Botanischen Garten Graz richteten auch Mäuse, namentlich im Winter, großen Schaden an), namentlich die Folgen zu starker Ausbreitung und Verzweigung des Stockes auf, die durch die erhöhte Konkurrenz im Wurzelwerk sehr nachteilig wirkt. Düngung wirkt dagegen sofort fördernd, sowohl was den Blütenansatz als auch besonders die atavistischen Glieder anlangt. Auch Stockteilung führt, obwohl hiebei natürlich die Konkurrenz des Wurzelwerks sofort fortfällt, stark schwächend.

Unter den meteorologischen Faktoren, die die Blütenbildung und Ausbildung stark beeinflussen, sind namentlich Belichtung und Temperaturverhältnisse von Bedeutung. Heinricher stellt fest, daß die Belichtung ihren Einfluß im Sommer ausübt, indem sie die Stoffspeicherung beeinflußt, was sich später auf die Blütenbildung auswirkt. Die Temperaturverhältnisse sind im Spätherbst durch Verlängerung der Vegetationszeit und weitere Ausbildung der Blütenanlagen bei warmem Herbstwetter bedeutungsvoll, ganz besonders aber im Frühling, indem warmes Frühlingswetter eine rasche Aktivierung der Reservestoffe ermöglicht, wodurch bereits die ersten Blüten die höchstmögliche Vollkommenheit — in diesem Falle in Bezug auf die Ausbildung atavistischer Glieder erreichen (72).

Keimung und Erstarkung. Die *Pogoniris*-Arten, die im Freien gedeihen, setzen auch nach Dykes (45) leicht Samen an, so *I. pumila*, *I. chamaeiris*, *I. variegata*, *I. aphylla* und weniger gut *I. pallida*. Die Sämlinge sind leicht zu ziehen und sollen im Oktober des Reifejahres in leichte Sanderde ausgesät werden; sie keimen dann im Februar bis März, also etwa zur gleichen Zeit, wie die Vegetation der erwachsenen Pflanze einsetzt. Sie dürfen aber nach Dykes nicht verhätschelt werden. Diese Erfahrung machte auch Heinricher bei seinen Vererbungsversuchen an *I. pallida* (72). Er hatte in den ersten Jahren seiner Versuche stets sehr schlechte Keimresultate, was, wie er später fand, auf die Aussaat im warmen Haus zurückzuführen war. Er erhielt dadurch nur wenige Keimlinge, und zwar keimten einzelne Samen erst nach 3—4 Jahren. Später wurden die Samen im Reifeherbst gesät und der Winterkälte ausgesetzt, worauf ein Teil schon im folgenden, die meisten im nächsten Jahre keimten.

Heinricher machte bei diesen Vererbungsversuchen noch besonders interessante Feststellungen bei Samen von zygomorphen Blüten der *I. pallida*. Von 12 Stück 1893 geernteten und am 3. Februar 1894 ausgesäten Samen, wurden bei einer Nachprüfung des Saatkastens 1898 nur mehr 2 gute Samen vorgefunden, von denen nur einer endlich 1899 keimte, der dann 1900 die erste Blüte brachte. Heinricher überprüfte nun auch das Gewicht der Samen und fand bei dem ersten derartigen Versuch folgende Daten. Samen von 0.852 g einer Kultur ergaben die meisten, nämlich 4 Keimlinge. Samen mit 0.774 g ergaben gar keine, mit 0.699 aber wieder einen Keimling.

Am 3. Februar 1894 wurden abermals vier Kulturreihen von je 12 Korn aus zygomorphen Blüten ausgesät. Das Resultat war folgendes:

Kulturreihe	Gewicht des Samens in g	Zahl der Keimlinge	Datum der Keimung	Erfolg
1.	0.746	1	10. IV. 1899	geht ein
2.	0.778	3	III. 1898	,, ,,
3. nur 11 Korn	0.637	2	III. 1899	bleiben
4.	0.851	1	III. 1899	geht ein.

Es blieben diesmal also nur die aus Samen mit dem geringsten Gewicht hervorgegangenen Keimlinge erhalten, das beste — aber auch noch sehr schlechte — Keimresultat gaben nicht die schwersten Samen. Das Gewicht der Samen kann also keineswegs als bestimmend für die Keimfähigkeit betrachtet werden. Heinricher ist vielmehr der Ansicht, daß diese schlechten Keimerfolge ähnliche Verhältnisse aufzeigen, wie sie Sperlich[1]) für *Alectorolophus* verfolgte. Die Blüten mit ,,Vorstufen der Pseudodimerie", d. h. mit verschiedenem Grad der Zygomorphie durch Unterdrückung der Rückseite, die zu dem vorliegenden Vererbungsversuch und Keimungsversuch herangezogen wurden, erschienen stets als letzte Blüten des Jahres einer Infloreszenz. H. vermutet nun, daß die aus diesen sozusagen schon geschwächten Blüten hervorgegangenen Samen, Keimlinge und Pflanzen eine ,,geschwächte phyletische Potenz" im Sinne Sperlichs haben, das heißt im Sinne der ,,Kraft in Bezug auf Erhaltung der Art". Immerhin ist H. sich auch dieser Ansicht nicht ganz gewiß und ermahnt selbst zur Vorsicht bei solchen Deutungen.

Unter günstigen Umständen können die Keimlinge schon bis Ende Mai bis zu 5 Blätter in einer Länge von 12—15 cm hervorbringen; dann in günstige Lage ins Freie verpflanzt, blühen sie schon zu 80—90 $^0/_0$ im kommenden Jahre. *I. pumila* kann sogar schon im Herbst des Keimungsjahres die erste Blüte hervorbringen. (Nach Dykes 45.) Heinricher (72) erhielt meist die erste Blüte einzelner Pflanzen im zweiten, die meisten Keimlinge brachten sie im dritten Jahre. Doch erst nach voller Erstarkung der Pflanze in den folgenden Jahren zeigte sich die vollendete Qualität der Blüten.

Wurzel. Wie bei so stark an Trockenheit angepaßten Arten leicht zu erwarten ist, zeigen die Wurzeln der *Pogoniris*-Arten höchst eigenartige Anpassungserscheinungen. Untersucht wurde namentlich *I. germanica*, von Draheim (42) (Fig. 688) auch *I. cuprea* und *I. pumila*. Sie gehen nicht stark in die Tiefe, bei *I. pumila*, die gewissermaßen ein Übergangsglied zu den Zwiebeliris bildet, nach Dykes (45) sogar sehr flach. Zur Blütezeit findet man an der Basis des Blütentriebes keinen Neutrieb, dagegen beginnen an den jungen seitlichen Trieben, sowie am Ende nichtblühender Rhizome, junge Wurzeln auszutreiben. Der Wurzelstock wird also zunächst in die neue Position vorgeschoben, dann erst entwickelt er neue Wurzeln. Genau genommen muß man diese Wurzeln jedoch als die Vorläufer der nächsten Triebperiode auffassen, wie ja bereits an den *Apogon*-Arten gezeigt werden konnte. Sie wachsen rapid in die Länge und bleiben dabei äußerst zart und brüchig. Erst im August oder September werden sie reif und sind dann gegen Austrocknung sehr widerstandsfähig. Erst wenn sie ihre volle Länge erreicht haben, beginnen sie Seitenwurzeln auszubilden. Die Seitenwurzeln sind nur mittelmäßig verzweigt. Dennoch erschöpfen sie den Boden außerordentlich stark, soweit ihr Bereich ist, so daß sie in Kultur alle 3—4 Jahre umgesetzt werden sollten. *I. pumila* verlangt sogar noch häufigeres Umsetzen. Die Ursache dieser starken Bodenerschöpfung dürfte in der Tatsache zu suchen sein, daß in den kurzen Perioden der Bodenfeuchtigkeit sehr große Mengen von Nährsalzen aufgenommen werden und so ein Salzvorrat für die Trockenzeit aufgespeichert wird. Es scheint wohl auch, daß die dicken Rhizome auch als Wasser-

[1]) Sperlich, Die Fähigkeit der Linienerhaltung (Phyletische Potenz) . . . . Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien,, Math.-naturw. Kl. Abt. I. Bd. 128, 1919.

speicher dienen. Die Wurzelausscheidung ist nur gering, was nach Draheim (42) bei Xerophyten häufig der Fall ist. Sehr interessant verhalten sich die Wurzelhaare, die namentlich von Schwarz (138) und Hesse (78) zum Teil experimentell untersucht wurden. Die Wurzelhaare sind wenig zahlreich und kurz. Sie besitzen außen eine Schleimlage, die sich mit Chlorzinkjod bräunt. Überdies sind die Wände der Wurzelhaare auffallend dick, Hesse fand sie fast 0.002 mm, Draheim 0.0011 mm dick, und zweischalig. Diese eigenartige Erscheinung, die zweifellos als Schutzanpassung gegen das Austrocknen aufgefaßt werden muß, tritt aber merkwürdigerweise auch im feuchten Raum auf. Als Gesamtlänge der Wurzelhaare fand Draheim 0.4 mm, ihren Durchmesser 0.15 mm. Wie schon aus der Konstruktion der Wurzelhaarwände zu erraten ist, kollabieren die Wurzelhaare bei Wassermangel

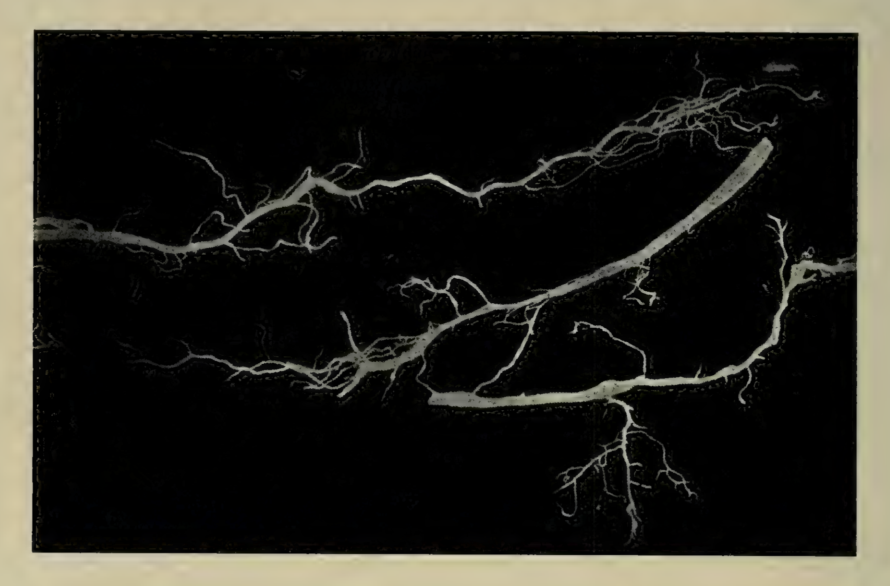


Fig. 688. *I. germanica*, Wurzelwerk. (Nach Draheim.)

nicht. Infolgedessen können sie mit den Erdpartikelchen in Kontakt bleiben und das spärliche Wasser nach Art eines Kohäsionsmechanismus äußerst intensiv aufnehmen. Wohl gleichfalls eine Anpassung an Trockenheit ist auch die auffallende Länge des absorptionsfähigen Teiles der Wurzel, der nach Krömer (92) 12 cm beträgt. Das Epiblem bleibt auf einer Strecke von 12 mm von der Wurzelspitze lebend. Auch die Interkutis bleibt bis 7 cm unverkorkt und erst nach 12 cm ist die Verkorkung vollständig. Endlich bleibt auch — wie ähnliches auch bei anderen Xerophyten oft vorkommt — die Endodermis sehr lange, nämlich bis 6 cm im primären Stadium. Dann folgt erst noch ein Intermediärstadium, in dem erst eine teilweise Verkorkung der Endodermis erfolgt, und dieses bleibt über 12 cm hinaus bis auf 25 cm Länge erhalten.

Wenn also die schwierige Ernährungs- und Wasserversorgungsfrage der Wurzel ihren Charakter aufprägt, so hat sie doch auch eine Festigungsfunktion. Ohne daß eine Differenzierung zu beobachten wäre, haben die Wurzeln die Fähigkeit, sich um 1—3 cm zu kontrahieren (nach Rimbach 118). Da jedoch die breiten Rhizomglieder sehr oberflächlich verlaufen und in der harten Unterlage ihrer Standorte einen äußerst starken Widerstand finden, kann die Kontraktilität ausschließlich den Zweck haben, den Wurzelstock an die Unterlage anzupressen und festzuhalten. Meines Erachtens dürfte es auch eine Rolle spielen, daß auf Felsen lebende Wurzel-

stöcke naturgemäß nur von denjenigen Wurzeln angezogen werden können, die genügend tiefen Grund zum Wachstum, also eine Spalte gefunden haben. Auf diese Weise wird der Wurzelstock stets in die Richtung einer geeigneten Unterlage gebogen, was der Pflanze erst die Möglichkeit bietet, ausgesprochenes Felsengelände zu besiedeln. (42, 45, 46, 78, 92, 116, 138, B.)

Wurzelstock. Mehr noch als bei den *Apogon*-Arten zeigt das Rhizom vieler *Pogoniris*-Arten seine Abstammung von knollenartigen Stengelorganen durch deutliche Gliederung in Jahresabschnitte. Wie ich bereits eingangs im allgemeinen Teil ausführte, halte ich die Gliederung absolut nicht für eine durch die Periodizität des Lebensvorganges, sondern für eine phylogenetisch bedingte Erscheinung, die dahin zu erklären ist, daß bei einer Knollenkette, wie sie etwa bei *Hermodactylus* erscheint, auch die älteren Glieder durch mehrere Jahre hindurch als Speicherorgane erhalten, also am Leben bleiben. Erhärtet wird m. E. diese Ansicht durch die Tatsache, daß die größere oder geringere Deutlichkeit der Gliederung unabhängig

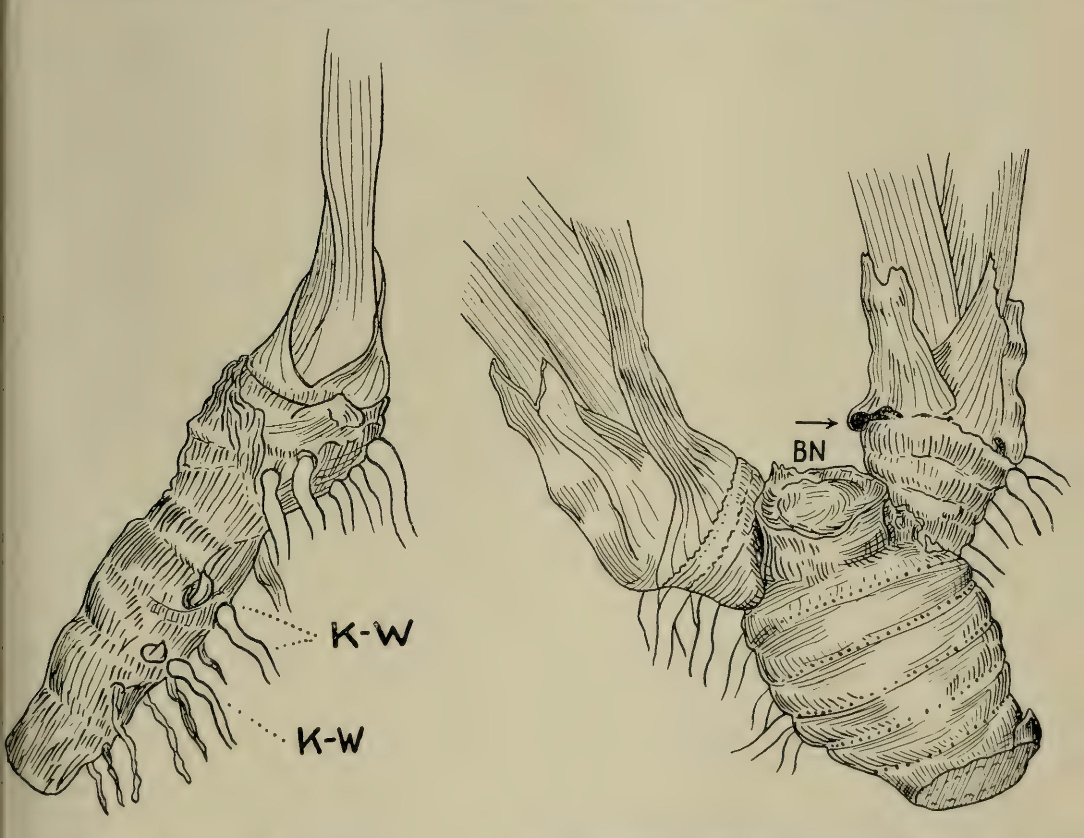


Fig. 689. *I. aphylla*, Wurzelstock; K-W-Knospe und dazugehörige Wurzel. (Original B.)

Fig. 690. *I. pallida*, Rhizom; —➤ Ablösung eines toten Blattes; BN Abbruchnarbe des Blütenstengels vom Vorjahre (Original B.)

davon ist, ob die Pflanze die Blätter über den Winter verliert, also ihren Lebenszyklus im Herbst ganz einstellt, oder ob sie wintergrün ist. Zwar zeigen einige wintergrüne Formen nur geringe, undeutliche Abschnürung, wie z. B. *I. florentina*, *I. germanica* und *I. sambucina*; doch schon *I. benacensis*, die unter ganz gleichen Ver-

hältnissen kultiviert war[1]), zeigte, obwohl *I. germanica* allernächst verwandt, eine ziemlich deutliche Gliederung. Dagegen fand ich den Wurzelstock von *I. aphylla*, die eine der härtesten Arten ist und ihre Blätter im Herbst vollständig verliert, so gut wie überhaupt nicht gegliedert (Fig. 689). Anderseits zeigt gerade *I. pallida*, die nur in hoher Gebirgslage das Wachstum ganz einstellt, in günstigerem Klima aber, wenn auch nur äußerst langsam, ihre neuen Blätter weiter entwickelt, eine ganz außerordentlich starke Einschnürung des Wurzelstockes (Fig. 690).

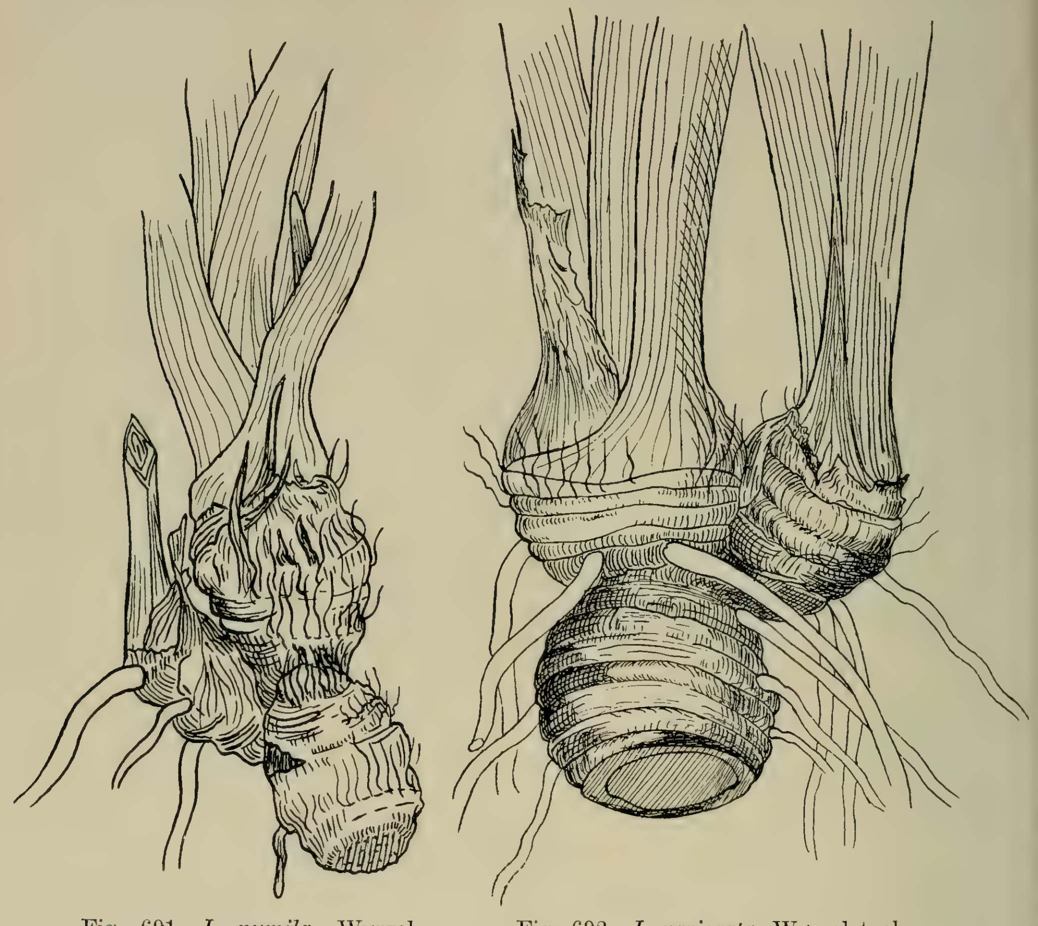


Fig. 691. *I. pumila*, Wurzelstock. (Original B.)

Fig. 692. *I. variegata*, Wurzelstock. (Original B.)

Das von Hegi[2]) abgebildete Exemplar zeigt sogar eine derart starke Gliederung, daß die einzelnen Jahresabschnitte geradezu durch dünne Stiele untereinander verbunden sind. Außerordentlich stark gegliedert ist auch der Wurzelstock von *J. pumila* (Fig. 691) und *J. variegata* (Fig. 692). Zwischen *I. pumila* und *I. variegata* besteht übrigens auch eine Ähnlichkeit in der Art, in der die Blattreste verloren gehen. Die 1.5 bis 2 cm dicken, ockergelben bis hellbräun-

[1]) Die untersuchten Wurzelstöcke stammen sämtlich aus dem Botanischen Garten Wien.

[2]) Hegi, Ill. Fl. v. Mitteleuropa II. S. 292.

lichen Rhizome von *I. pumila* sind ziemlich dicht von zähen, zottigen Fäden, den Gefäßbündelresten abgestorbener Blätter, bedeckt. Die parenchymatischen Teile der Blätter verwittern und verschwinden sehr rasch. Auch bei *I. variegata*, deren schwärzliche Rhizomglieder besonders kurz und von oben her abgeplattet sind, daher einen querovalen Querschnitt zeigen, bleiben ebenfalls wenigstens einzelne Gefäßbündelreste als Fäden stehen, diese sind aber äußerst zart. Auch bei der dritten pontisch-pannonischen Art, *I. aphylla*, lösen sich die Reste der abgestorbenen Blätter in Fäden auf — eben die Gefäßbündelreste — diese werden aber sehr bald abgestoßen, so daß der rötlichbraune Wurzelstock fast kahl ist. Ganz anders ist die Kahlheit des hellbraunen, bis 5 cm dicken Wurzelstockes von *I. pallida* zu erklären. Bei dieser Art löst sich die Basis des abgestorbenen Blattes, bevor noch Verrottung eintritt, von der Ansatzstelle am Wurzelstock glatt ab. In Fig. 690 ist dies am linken Blattrest des rechten Verzweigungsastes ganz deutlich zu erkennen. Infolgedessen sind die Narbenringe am Wurzelstock bei dieser Art besonders glatt. Die Narben der abgefallenen Gefäßbündel stehen nur als kleine, erhabene Punkte vor. Ebenso verhält sich der ca. 2.5 cm dicke, langgestreckte, an älteren Teilen grünlich und rötlich-olivbraune, an jüngeren gelbbraune Wurzelstock von *I. sambucina*, bei der ebenfalls nur die erhaben-punktförmigen Gefäßbündelnarben vorspringen. Von dem rötlich graubraunen, etwa 3 cm breiten und 2.5 cm hohen Wurzelstock der *I. florentina* lösen sich die Blätter gar so glatt ab, daß auch die Gefäßbündel nur selten punktartige Narben hinterlassen, und auch diese verschwinden später vollständig, so daß das sonst kaum gegliederte Rhizom eine ganz glatte Ringelung von den Abbruchstellen der Blätter zeigt. Auffallenderweise zeigt jedoch das etwa 2.5 cm dicke, rötlich dunkelbraune Rhizom der *I. benacensis* den gleichen Verrottungstypus wie *I. pumila*. Auch bei dieser Art bleiben von den abgestorbenen Blättern dicke, fadenförmige Gefäßbündelreste lange Zeit stehen, so daß der Wurzelstock zottig behaart erscheint, doch sind hier die Fäden weniger zahlreich als bei *I. pumila*.

Stets ist bei den *Pogoniris*-Rhizomen ihre ungewöhnliche Dicke auffallend. Nur Ugrinsky bemerkte bei *I. pumila*-Exemplaren, die von einem Erdrutsch verschüttet worden waren, eine stolonenartige Verlängerung der Rhizomglieder wie bei *I. arenaria*, durch die die Pflanzen wieder an die Oberfläche gelangten. Häufig sind sie dabei von oben her abgeplattet, was wohl sehr zum besseren Anschmiegen an die Unterlage und dadurch zum festeren Halt beitragen muß. Infolge dieser Dicke und des ganz horizontalen Verlaufes der Weiterentwicklung kann der Wurzelstock nicht in die Tiefe des Erdbodens eindringen und verläuft daher dicht an der Oberfläche. Dabei wird durch den Umstand, daß bei jedem Eintritt der Blühreife eine Verzweigung eintritt, die Glieder aber meist kurz und breit sind, der Boden des Standortes förmlich mit *Iris*-Rhizomen gepflastert, so daß kaum mehr eine andere Pflanze den einmal von einer *Pogoniris* eroberten Raum besiedeln kann. Das war bei *I. Cengialti* aus der Schilderung Kerners (S. 1028) deutlich zu ersehen, das wird aber ganz besonders kraß durch eine Aufnahme von Adamović (Fig. 693) vor Augen geführt, die zeigt, wie die auf dem türkischen Friedhof in Skutari stellenweise angepflanzte *I. illyrica* alle spontanen Unkräuter verdrängt und den ganzen Raum für sich erobert hat. Bei einer derartigen „Verdrängungspolitik" darf es nicht wundernehmen, wenn eine *Pogoniris*, die einmal irgendwo angepflanzt ist und ihr zusagende Lebensverhältnisse vorfindet, sich an dieser Stelle gleich heimisch macht und verwildert. Da nun der dicke Wurzelstock obendrein eine bedeutende Menge von Reservestoffen und wohl auch Wasser (vielleicht chemisch gebunden?) im Vorrat besitzt und infolgedessen gegen Trockenheit und Hitze gesichert, geradezu „nicht umzubringen" ist, erklärt sich die häufige Verwilderung und Einbürgerung der Schwertlilien in allen möglichen Gegenden sehr einfach.

Dazu kommt noch die unglaubliche Anpassungsfähigkeit an ein anderes Klima, die sich auch in einer auffallenden Wachstumsbereitschaft äußert. G. P. Baker teilte mir brieflich mit, daß all seine *I. germanica*- und *I. albicans*-Formen, die er in Kashmir, den Pyrenäen, im Hohen Atlas (Marokko) und Macedonien gesammelt, beziehungsweise aus Armenien, Kirman, Persien, der Türkei und vom Atlas bekommen hat, jetzt in London ausgezeichnet gedeihen und am Tage seines Schreibens, dem 3. Oktober, sich sämtlich zum Blühen anschickten! Auch viele Formen der *I. aphylla*, namentlich die ungarischen, pflegen regelmäßig nach der sommerlichen Trokkenzeit im Herbst ein zweites Mal zu blühen. Jung (85) berichtet von *I. pumila*, daß es ohne weiteres gelingt, sie zu treiben und im Dezember in Topfkultur zur Blüte zu bringen. Sie wird zu diesem Zwecke im Oktober aus der Erde genommen, in sehr nahrhafte Erde in einen Topf gesetzt und zunächst kühl, aber sonnig, aufgestellt Es entwickeln sich bald die neuen Blätter und schon nach kurzer Zeit erscheinen die Blüten. Mehrere Formen enthalten in ihrem Rhizom einen durch das Trocknen freiwerdenden, veilchenähnlich riechenden Duftstoff, das Jonon, und werden daher als „Veilchenwurzel“ bezw. Rhizoma Iridis officinell wie auch in der Parfümerie vielfach angewendet.



Fig. 693. *I. illyrica* auf dem türkischen Friedhof in Skutari (Skadar in Albanien). Einst stellenweise, vielleicht gar nur auf einem einzigen Grab ausgepflanzt, hat sie sich derart ausgebreitet, daß sie — infolge des pflasterungsartigen Wachstums des Rhizoms — sogar über die spontan wachsenden Unkräuter die Oberhand gewann. (Nach Adamovič.)

Anhangsweise sei noch einer rätselhaften Äußerung Velenovskys gedacht (152, IV, S. 160), der behauptet, die blaublühenden *Iris*-Arten hätten violette „Rhizomschuppen“, während die gelbblühenden Arten blasse „Niederblätter“ besitzen. Als Beispiele zitiert er *I. bohemica* und *I. Pseudacorus*. Keine von beiden besitzt irgend welche derartigen Organe! Wohl sind die ersten Blätter jedes Jahrganges kleiner, scheidenförmiger als die späteren wie unten gezeigt wird, doch ist es unmöglich, den Ausdruck „Rhizomschuppen“ auf sie bezogen zu denken. Was also hat Velenovsky gesehen? Auch die recht schön und plausibel klingende Parallele kann nur sehr cum grano salis aufgenommen werden, denn zu mindest das Rhizom selbst ist z. B. bei der weißen *I. florentina* rötlich, bei *I. variegata* sogar schwärzlich, während der unterste Teil absterbender Blätter bei dieser rotviolett gefärbt ist (B.).

Blätter. Wie bei *I. Pseudacorus* sind die Blätter breit reitend, nahe der Basis zu einem überaus festen Fächer zusammengefügt. Die ersten Blätter jedes Jahrganges sind bei den Arten, die im Winter das Blattwerk verlieren, klein und haben nur einen kurzen Spreitenteil. Sie werden darum manchmal als Scheidenblätter bezeichnet, wozu aber m. E. kein Anlaß vorliegt, da sie, wie die großen Spätlingsblätter, mit denen sie gewöhnlich durch alle Größenstufen verbunden sind, rein der Assimilation dienen. Gegenüber den ebenfalls breiten Blättern von *I. Pseudacorus* fällt der Unterschied auf, daß keine Mittelversteifung nach außen hin sichtbar wird. Ihre Außenseiten sind vielmehr ganz glatt. Alle *Pogoniris*-Arten zeigen als xeromorphe Anpassung eine starke Wachsbereifung der ganzen Oberfläche, durch die sie übrigens, wie Knoll (88) feststellte, selbst für die gut kletterfähigen Ameisen schwer zu erklettern sind. In der Größe der Blätter bestehen große Unterschiede, je nach der Art, doch sind sie niemals schmal, grasartig, wie etwa bei *I. sibirica*. Die kleine *I. pumila* hat naturgemäß auch die kleinsten Blätter; sie sind 6—20 mm breit, aber nur bis 10 cm lang. Gerade bei dieser Art kann man oft eine sichelförmige Krümmung nach außen sehen, die wohl den Zweck hat, die im Verhältnis zu ihrer Breite sehr kurzen Blätter entsprechend auszubreiten. Stark sichelförmig sind auch die bis 40 cm langen, 12—35 mm breiten Blätter der *I. variegata*. Eine geringere Biegung zeigt auch gewöhnlich *I. germanica*. Am größten sind aber die Blätter der *I. pallida*, die zwar von dem bis 90, ja 120 cm hohen Stengel überragt werden, aber dafür bis 4 cm breit sind. Mit Ausnahme der fast stengellosen *I. pumila* tragen alle Arten des Gebietes auch am Stengel Laubblätter. Eine Ausnahme hievon scheint *I. aphylla* zu bilden, deren Stengel sich in der Regel schon so nahe der Basis verzweigt, daß das an der Verzweigung stehende Blatt noch zum Grundblattfächer zu gehören scheint (daher der Name: *aphylla*!). Alle im nördlicheren Mitteleuropa wirklich heimischen Arten, also *I. pumila*, *I. aphylla* und *I. variegata* verlieren im Spätherbst ihr Blattwerk vollständig und gehen in eine Winterruhe ein. Sie sind infolgedessen auch außerordentlich winterhart. Auch *I. pallida* stellt in höherer Gebirgslage das Wachstum vollständig ein, verliert die alten Blätter aber nicht. In günstigerer Lage wachsen auch im Winter die jungen Blätter weiter, allerdings äußerst langsam. Im Gegensatz zu diesen echten Wildarten behalten *I. sambucina* und *I. germanica* die Blätter in unveränderter Länge über den Winter. Schon daraus läßt sich schließen, daß sie zweifelllos nicht bei uns heimisch sein können, sondern aus wärmeren Gebieten stammen.

Angeregt durch Erman's Feststellung, daß *I. Pseudacorus* eine Kompaßstellung der Blätter aufweisen kann, stellte Schanderl[1]) in der Umgebung von Würzburg an der dort eingebürgerten *I. germanica* Beobachtungen an, die erwiesen, daß auch die Blätter dieser Art sich in der Nord-Südrichtung einstellen. Fast alle Blätter der auf südexponierten Hängen wachsenden *I. germanica* stehen in einer Ebene senkrecht zum Hang, die mit der Nord-Süd-Meridiane zusammenfällt. Leider konnte — wie schon oben erwähnt — nirgends in Westexposition ein Standort entdeckt werden, an dem die Blatteinstellung in anderer als Südlage hätte festgestellt werden können. In den untersuchten Beständen kamen vereinzelt auch in der Ost-West-Richtung orientierte Individuen vor. Die genaue Untersuchung des Sachverhalts zeigte aber, daß diese Individuen von nachdrängendem Gesteinsschutt oder Felstrümmern verschoben oder stark behindert wurden. Die Mehrzahl der Wurzelstöcke wächst in der Richtung des Hanges bergabwärts; sie liegen dann in der Nord-Süd-Richtung. Die Blattfächer entspringen den Grundachsen entweder quer oder längs. Im letzteren Falle stehen sie also beim Streichen der

[1]) Schanderl, Ökologische und physiologische Untersuchungen an der Wellen- und Muschelkalkflora des Maintales zwischen Würzburg und Hambach. Planta X, 1930, S. 757 ff.

Grundachse in der Nord-Südrichtung von selbst in der Kompaßrichtung. Stehen die Blattfächer aber quer, so würden sie bei gleicher Strichrichtung des Wurzelstockes in die Ost-Westebene zu stehen kommen. Um in die Nord-Südebene zu gelangen, machen die Blätter aber eine Drehung um 90°. Soviel aus Schanderls Zeichnung zu entnehmen ist, erfolgt die Drehung des Blattfächers erst einige Zentimeter über der Basis. Schanderl stellt aus diesen Beobachtungen fest, daß Symmetrieverhältnisse, wie bei den Entfaltungsbewegungen, hier nicht maßgebend sein können.



Fig. 694. *Iris pumila*, Perigonröhre mit Spatha; der häutige Teil leicht schraffiert. (Original B.)

Fig. 695. *Iris chamaeiris*, Blüte mit Spatha. (Original B.)

A. Mayer (101, 102) berichtet über eine eigenartige Form von Stärke, die er unter günstigen Umständen in den Blättern feststellen konnte. Es handelt sich um sogenannte „rote" Stärkekörner, d. h. um eine Stärkeart, die sich mit Jod rot färbt. Schimper[1]) ist allerdings der Meinung, Mayer habe Öleinschlüsse der

[1]) Schimper, Untersuchungen üb. d. Chlorophyllkörner und ihre homologen Gebilde, Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. Heft 1 u. 2, S. 184 u. 201 ff.

Chlorophyllkörner für Stärke angesehen, doch wird ihm von A. Mayer entschieden widersprochen. Unter Heinrichers Vererbungskulturen (72) trat ein Exemplar mit *aurea*-Charakter der Blätter auf. Dieses zeigte manchmal fast ganz gelbe Blätter. Wie Heinricher feststellte, ließ sich aber die Chlorophyllbildung bei dieser „Chlorophyllmutante" durch Düngung wesentlich steigern.

Interessante Beobachtungen über die Entwicklung der Spaltöffnungen wurden von Seemann (140) an *I. germanica* gemacht. Die Schließzellen erhalten ihre eigenartige Form durch einen seitlichen Druck, der von den mächtig heranwachsenden Nebenzellen auf sie ausgeübt wird und durch den sie zunächst deformiert werden. Erst nachdem ihr eigener Turgor zunimmt, vermögen sie die Seitenwände zur endgültigen Form auszustülpen. Mit dem Auseinanderweichen der Bauchwände erfolgt deren Verdickung, dann erst erfolgt die Verdickung der Rückenwand. Der Durchbruch der Spalte wird durch die Entwicklung der Hörnchen herbeigeführt, welche das Einreißen der Kutikula zur Folge hat. Nach Dennert (38) enthalten die Epidermiszellen der Laubblätter bei *I. pumila*, aber wohl auch bei allen anderen Arten, Gerbstoffe.

Die Spathablätter sind vielleicht eines der wichtigsten Unterscheidungsmerkmale der mitteleuropäischen Arten. Dykes (45) trifft nur auf Grund ihres Aussehens und der Stengelverzweigung seine Einteilung.

Von allen Arten abweichend ist die Spatha bei *I. pumila*. Die ungewöhnlich lange Röhre der Blumenkrone und der oft fast ganz fehlende Stengel machen einen Schutz, aber auch eine Stütze der zarten Perigonröhre notwendig, ähnlich wie dies bei *Crocus* der Fall ist. Infolgedessen ist die Spatha bei dieser Art sehr ähnlich der von *Crocus*. (Fig. 694). Dicht unterhalb des zwischen den Basen des Laubblattfächers verborgenen Fruchtknotens ist, rings um den Stengel inseriert und röhrenförmig rings geschlossen, das innere Spathablatt. Ich fand seine Länge zu rund 5.5 cm. An der Spitze ist es sehr schräg abgeschnitten, und ebenso das äußere Blatt, so daß im unteren Winkel der Schrägung die Spitze des inneren Blattes aus dem äußeren vorsteht, obwohl das letztere durchschnittlich 6 cm lang ist. Dieses äußere Spathablatt ist in seiner Insertion von dem inneren nur durch ein kaum merkliches Internodium getrennt. Beide Blätter sind zur Zeit der Anthese noch vollsaftig und zeigen nur einen wenige Millimeter breiten, trockenhäutigen Rand. Das innere Blatt ist, da es ja zur Gänze von dem dicht darüber gewickelten äußeren Blatt eingeschlossen wird, farblos. Deutlich verschieden von *I. pumila* ist die Spatha der „falschen Pumila", der mit dieser Art so häufig verwechselten *I. chamaeiris* (Fig. 695). Infolge des bei dieser Art bedeutend längeren Stengels und der zwar immer noch relativ langen Perigonröhre, die aber hinter *I. pumila* doch sehr weit zurücksteht, hat die Spatha hier nur mehr die Funktion als Knospenhülle. Infolgedessen ist sie, wie bei anderen *Pogoniris*-Arten, nicht mehr dicht um den Tubus gewickelt, sondern wenigstens etwas aufgeblasen abstehend. Immerhin unterscheidet sie sich von den anderen Arten durch ihre langgestreckte Form. Im Verhältnis zur Perigonröhre ist sie aber bei *I. chamaeiris* länger als bei *I. pumila*, da bei letzterer die Perigonröhre stets noch ein beträchtliches Stück herausragt, während bei *I. chamaeiris* die Spitze des inneren Spathablattes noch die Teilungsstelle zu überragen pflegt. Dies, wie auch ihre aufgeblasene Form, mag eben damit zusammenhängen, daß sie in erster Linie den Schutz der fast herangewachsenen Knospe zu besorgen hat. Nur die Spitze ist wellig trockenhäutig, sonst ist sie auch hier ganz krautig.

Dieser Spatha äußerst ähnlich ist auch die von *I. lutescens*, deren breitlanzettliche Blätter aber stärker von der Spitze her absterben, während sie bei *I. virescens* ganz oder doch fast ganz krautig sind. Bei dieser Art sind sie auch besonders stark aufgeblasen. Vielleicht infolge der fast sitzenden Blüten sind auch bei *I. aphylla* die dünnkrautigen, oft violett bezw. purpurn überlaufenen Spathablätter sehr stark aufgeblasen. Besonders stark aufgeblasen sind aber die kurzen, zur Blütezeit dick

krautigen Spathablätter der *I. variegata.* (Vergl. Fig. 710.) Bei dieser Art ist der kielförmige Rücken so hoch gewölbt, daß er oft fast halbkreisförmig aussieht. Infolge ihrer Kürze bedecken sie die Perigonröhre trotz der fast ungestielten Blüte nur teilweise. An dieser Spathaform ist *I. variegata* schon vor dem Sichtbarwerden der Knospen leicht zu erkennen.

Bei der *Sambucina*- und *Germanica*-Gruppe sind die Spathen zur Blütezeit nur mehr im unteren Teil krautig; der obere, oft bis zur halben Länge ist trockenhäutig und eigenartig gerunzelt. Vollständig trocken ist zur Blütezeit nur die Spatha der *I. pallida*, die daran leicht zu erkennen ist. (Fig. 696.)



Fig. 696. *Iris pallida*, Knospe mit bereits häutiger Spatha. (Nach Dykes.)



Fig. 697. *Iris aphylla*, Blütenstand, vereinfacht. (Nach Dykes.)

Ähnlich den Spathablättern, aber intermediär zwischen diesen und den Laubblättern des Stengels sind auch die Hochblätter an den oberen Verzweigungsstellen des Stengels, sofern dieser nicht einfach ist. Sie sind mit den Laubblättern oft durch von unten nach oben sehr rasch fortschreitende Übergangsformen verbunden. Nur bei *I. pallida*, bei der die Verzweigungen sich erst im oberen Teile des Stengels zeigen, ist gar kein Übergang vorhanden. Alle Hochblätter sind zur Blütezeit vollständig vertrocknet.

Stengel. Wichtig zur Erkennung der Arten ist ferner der Stengel, der bei den echten Arten sehr charakteristische Verzweigungen besitzt. Ganz unverzweigt ist er bei der *Pumila*-Gruppe und der Gesamtart *I. lutescens*. *I. pumila* unterscheidet sich von allen anderen Arten durch das fast vollständige Fehlen des Stengels; er ist bei dieser Art oft nicht einmal einen ganzen Zentimeter lang. Selten wird er

größer, weit öfter fehlt er überhaupt. Die nahe verwandte *I. chamaeiris* hat hingegen einen zwar niedrigen, aber doch deutlich im Blattfächer erkennbaren Stengel. Letzterer Art sehr ähnlich ist die *lutescens*-Gruppe. Auch *I. lutescens* wird in der Regel nur 10—25 cm, nur selten 30 cm hoch und ihr Stengel bleibt, wenigstens unter normalen Verhältnissen, unverzweigt. Auch die Spatha ist meist nur 1—2-blütig; in Kultur kann es aber zur Ausbildung von bis zu 4 Blüten kommen. *I. virescens* ist etwas größer, 25—30 cm hoch, aber in der Regel ebenfalls nur einblütig.

Unter den ästigen Arten nimmt *I. aphylla* eine besondere Ausnahmsstellung ein. (Fig. 697.) Bei dieser Art erfolgt die erste Verzweigung bereits unter der Mitte, häufig sogar so tief an der Basis, daß scheinbar zwei Stengel aus dem gleichen Punkt entspringen. Dieser Eindruck wird dadurch erhöht, daß auch die Seitenachse sehr kräftig ist und fast die Höhe der Hauptachse erreicht. Die Hauptachse verzweigt sich in der Regel noch weiter, wobei die neuen Seitenachsen wieder ziemlich lang werden und mehrere Blütenschöpfe tragen. Die verschiedenen Formen der *I. germanica* und ihrer Verwandten verzweigen sich in der Regel in der Mitte zum ersten Male (Fig. 698), die Seitenäste sind aber ziemlich kurz, so daß die am Ende der Hauptachse stehende 2-blütige Spatha, die den anderen auch in der Entwicklung stark voraneilt, hoch über die Seiteninfloreszenzen hervorragt. Nur ein Seitenast erreicht etwa 7—10 cm Länge. Seltsamerweise kann man aus Samen der *I. germanica*, die überhaupt nur selten zur Reife kommen, oft Pflanzen vom Habitus der *I. aphylla* hervorbringen. Die gleiche Verzweigungsart wie *I. germanica* besitzt *I. variegata*, die aber, wie oben erwähnt, schon im Knospenstadium an den Spathen zu erkennen ist.

Fig. 698. *Iris germanica*, typischer Blütenstand, vereinfacht. (Nach Dykes.)



Fig. 699. *Iris pallida*, typischer Blütenstand, vereinfacht. (Nach Dykes.)

Wieder ganz anders verzweigt sich *I. pallida* (Fig. 699). Der bis zu 1.20 m hoch werdende Stengel hat deutlich die Tendenz, die Blüten möglichst an der Spitze des Stengels zu entwickeln. Der ganze untere Teil des Stengels, wenigstens die unteren zwei Drittel, ist unverzweigt und mit Ausnahme des untersten Teiles auch nur spärlich beblättert. Die Seitenachsen dieses stämmigen Stengels sind ganz kurz, gewöhnlich sogar sitzend, so daß sie mit Deckblatt und Vorblatt gewissermaßen eine vierblätterige Spatha besitzen. (Fig. 696.) Dabei stehen oft zahlreiche Seiteninfloreszenzen so dicht übereinander am Ende der Hauptachse, daß der Stengel aus dem gleichen Punkt eine Blüte nach der anderen hervorzubringen scheint. *I. Cengialti*, die Gebirgsform der *I. pallida*, ist hingegen zarter und viel kleiner. Der Schaft mißt bei dieser Art nur 10 cm, selten 25 cm und nur auf ganz besonders kräftigem Boden

erreicht er 30 cm Höhe. Bei *I. Cengialti* ist infolge ihrer Kleinheit auch die Zahl der Blüten in der Regel auf zwei an jedem Stengel vermindert, wodurch sie einer *I. chamaeiris* ähnlicher sieht als einer *I. pallida*.

Blüte. Alle *Pogoniris*-Arten zeichnen sich durch besondere Augenfälligkeit der Blüten aus. Hervorgerufen wird diese namentlich durch die starke Entwicklung der inneren Perigonabschnitte, die sich aus einem verschieden gestalteten Nagel zu einer meist faltig oder knitterig gewellten mächtigen Fläche ausbreiten. Bei den meisten Arten stehen diese Standarten in der Mitte aufrecht und krönen infolgedessen die ganze Blüte, indem sie sich noch helmartig gegeneinander neigen. Nur bei *I. pumila* und — weniger — bei *I. aphylla* machen sie im unteren Teil die schräge Lage der Lippen nach außen mit und wenden sich dann an der gleichen Stelle nach oben, an der die Lippen die Abwärtskrümmung erfahren. Ebenbürtig an Auffälligkeit sind den Standarten auch die Lippen, die bei fast allen Arten etwa gleich groß wie die ersteren sind. Eine dunklere oder hellere Zeichnung des Endlappens dient als Wegweiser in den Schlund der Teilblüten und erhöht die Auffälligkeit und Schönheit der Blüte noch wesentlich, besonders z. B. bei *I. variegata*, die durch ihre kontrastierende Zeichnung der Lippen gewiß zu den schönsten Schwertlilien gehört, leider aber in Kultur durch Kreuzung mit anderen Arten nur allzuoft zu mehr oder weniger mißfarbigen Hybriden „verzüchtet" wird! Wie schon bei *I. arenaria* beschrieben wurde, befindet sich auf dem Nagel der Lippen, bis etwas auf die Spreite reichend, ein bärtiger Mittelstreif, der der Sektion auch den Namen gegeben hat. Beachtenswert ist, daß die einzelnen Haare des Bartes vielzellig sind. (Fig. 700.) Einzellige bartähnliche Haare finden sich nämlich auch bei *Apogon*-Arten an der analogen Stelle. Der Endlappen ist bei den meisten Arten herabgeschlagen, beziehungsweise sogar nach innen gerundet. Bei *I. aphylla* pflegt die Abwärtskrümmung aber nur eine unvollkommene zu sein. Hier stehen die Endlappen oft fast noch horizontal. Ähnlich kommt es auch bei *I. variegata* vor, doch habe ich bei dieser Art an mehreren Blüten, sogar desselben Exemplares, sowohl horizontal gestellte wie steil abfallende Spreiten gesehen. Die Perigonröhre wechselt bei den verschiedenen Arten sehr in der Länge, so daß sie getrennt behandelt werden muß. Am weitaus längsten ist sie bei *I. pumila*. Im übrigen haben die Blüten den normalen Aufbau der Irisblüte. Der Narbenlappen ist ausnahmslos etwa halbmondförmig. Interessanterweise konnte bei verschiedenen Arten bereits beobachtet werden, daß an einzelnen Blüten die Anthere, oft sogar ein beträchtliches Stück, über die Narbe vorsteht. Es scheint aber nicht, daß dies zu Autogamie führen kann.

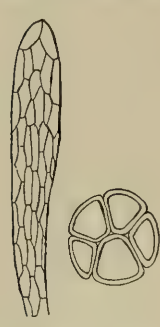


Fig. 700. Barthaare einer *Pogoniris* (*I. pumila*) und Querschnitt durch dasselbe. (Nach Hegi.)

Die Pollenkörner wurden von H. Fischer (**45**) an *I. germanica*, *I. florentina*, *I. illyrica*, *I. squalens*, *I. Cengialti* und *I. pumila* untersucht. Mit einziger Ausnahme von *I. pumila* fand er bei allen so wie bei *I. Pseudacorus* und *I. sibirica* die Pollenkörner mit einem großmaschigen, stellenweise unterbrochenen Netzwerk aus gestielten, reihenweise miteinander verschmolzenen Knöpfen bedeckt. *I. pumila* hingegen besitzt auf den Pollenkörnern unregelmäßige flache Warzen. Auch Warnstorf (**208**) stellte fest, daß die Pollenkörner bei *I. pumila* sehr unregelmäßig sind; er fand aber im Gegensatz zu H. Fischer, daß sie mit hohen, oft leistenartig verbundenen Warzen bedeckt seien, was der Beschreibung Fischers für die anderen Arten entsprechen würde. Warnstorf fand sie weiß und mit einem Durchmesser bis zu 100 μ. Es bestehen nun beide Möglichkeiten; entweder daß im Aussehen des Pollens von *I. pumila* verschiedene Übergangsstufen bis zur Form der übrigen Arten bestehen, oder aber, daß Warnstorf vielleicht keine echte *I. pumila* in der

Hand gehabt hätte, was bei den außerordentlichen nomenklatorischen Unstimmigkeiten, wie Vereinigung von *I. pumila* und *I. chamaeiris*, ja sogar oft auch noch *I. lutescens* und *I. virescens* unter dem Sammelnamen „*I. pumila*", wie auch der häufigen Bastardierung der in — auch botanischen — Gärten gezogenen Formen, sehr leicht möglich wäre.

Dennert (38) untersuchte an violett blühender *I. pumila* die Farbstoffverteilung. Seine Beobachtungen dürften aber wohl für alle violetten *Iris*-Arten gültig sein, und seien deshalb hier angeführt. Er fand die violette Farbe als homogenen Zellsaft in den Epidermiszellen, zum Teil aber auch im ganzen Parenchym enthalten. Außerdem fand er auch ein bis mehrere dunkelviolette, fast schwarze Gebilde in den Zellen, offenbar infolge der hohen Konzentration ausgefällter Farbstoff. Dennert bringt den Farbstoffgehalt der Epidermiszellen in Zusammenhang mit dem Gerbstoffgehalt der Epidermiszellen der Laubblätter.

Infolge der großen Verschiedenheit der Blüten muß deren Beschreibung für jede Art oder doch Gesamtart gesondert durchgeführt werden.

I. pumila ist zweifellos eine schwierige Art, und zwar deshalb, weil gerade diese Art außerordentlich variabel in Farbe, Gestalt und Größe der Blüten ist, und dazu aus den oben (S. 1011) angeführten Gründen immer wieder Verwechslungen vorkommen.

Auffallend ist schon der, wohl von keiner anderen Art übertroffene Polychromismus. Dieser ist aber keineswegs eine Erscheinung, die — wie man leicht anzunehmen geneigt sein könnte — mit Kultur oder der Nähe kultivierter Exemplare zusammenhängt. Taliew (145) berichtet von den Steppen der Taurischen Halbinsel und des angrenzenden südlichen Rußland, wo diese Art zweifellos ungestört spontan auftritt, daß dicht nebeneinander Individuen mit violettroten, dunkelblauen, lichtlila, gelben und fast weißen Blüten stehen, so daß infolge der dichten Bestände die Steppe einem Blumengarten gleiche. Am Gaisberg bei Wien und bei Sebeniko in Dalmatien hat nach Dykes (45), fast jedes Individuum seine eigene Farbe. Es treten dort violette, gelbe und crêmeweiße Exemplare auf, ferner gelbe mit blauer, brauner oder grüner Zeichnung. Gewissermaßen eine Wiener Spezialität sind große, dunkel schwarzrote Exemplare mit reicher Zeichnung. Rotpurpurne Individuen und blaupurpurne Exemplare mit graublauem Bart treten in Mähren (Dykes 46) auf, Delibat in Ungarn hat einige große Formen mit tiefvioletter Schattierung usw. Weiter gegen Osten überwiegen mehr die gelben Formen, und die Exemplare von Attica sind fast unveränderlich gelb. In Gartenkatalogen wird übrigens auch häufig eine *var. coerulea* oder *var. azurea* geführt; dies sind jedoch keine Wildformen, sondern Züchtungen.

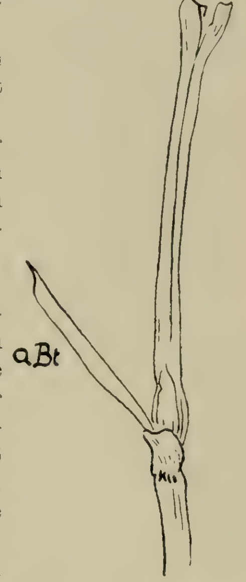


Fig. 701. *Iris pumila*, durch Entfernen der Spathablätter freigelegte abortierte Blüte (a. Bt.) neben der Perigonröhre der zur Entwicklung gelangten Terminalblüte. (Nach Dykes).

Die Spatha von *I. pumila* ist normal nur einblütig. J. Haeckel (64) zeigte jedoch, daß diese Einblütigkeit nicht der Anlage nach gegeben ist, sondern bei Untersuchung der Spatha im Jugendzustand an der, vom oberen Spathablatt gedeckten Flanke der Blütenachse ein kleiner Höcker als letzter Rest des ursprünglichen Vegetationskegels zu finden ist, der aber, wegen des großen Materialverbrauches für die Endblüte, nicht mehr weiter entwickelt werden kann. In manchen Fällen kommt er aber doch etwas weiter in der Entwicklung und man findet dann,

vom oberen Spathablatt gedeckt, noch einen eigenartigen, stielartigen Fortsatz, eben die nicht zur Vollendung gelangte und abortierte zweite Blüte. (Fig. 701.) Nur ganz ausnahmsweise kommt sie vollständig zur Ausbildung.

Um jeder Verwechslung aus dem Wege zu gehen, stütze ich mich bei der Beschreibung der Blüte auf Mödlinger Originalpflanzen[1]), sowie auf ein aus dem Wiener botanischen Garten stammendes Exemplar, vermutlich gleichfalls aus der Wiener Umgebung[2]).

Das wesentliche Kennzeichen der echten *I. pumila* ist der außerordentlich kurze, oft fast ganz fehlende Stengel und im Zusammenhang damit die enorme

---

[1]) Kultiviert im Botanischen Garten Dr. Fritz Lemperg, Hatzendorf bei Fehring, Oststeiermark.

[2]) Unter den Manuskripten Kirchners fand sich für *I. pumila* die Abb. 706 nebst der nachfolgenden Beschreibung, die ich hier, um jeder Unklarheit aus dem Wege zu gehen, gesondert wörtlich anfüge:

Iris pumila L.

München, im botanischen Garten, in einer violett und einer gelb blühenden Gartenform kultiviert, die beide großblütiger sind als die wilde. Beide haben einen starken *Iris*-Duft und stimmen, abgesehen von der Färbung, miteinander überein.

Bei der violetten Form ist der Fruchtknoten zylindrisch, grün, 18 mm lang. Die Perigonröhre ist grün, bis zu ihrer Spaltung in die Zipfel 35 mm lang, außen 5 mm dick, in dem unteren, 22 mm langen Teil solid, da die 3 inneren Kanäle nur 13 mm lang sind; Nektar fand ich in ihnen nicht. Die äußeren Perigonblätter sind 65 mm lang, in ihrem unteren verschmälerten, etwa 30 mm langen Teil schräg aufgerichtet, dann, etwa vom Vorderende des Bartes an, nach unten, oft etwas nach rückwärts, umgeschlagen; der untere Teil hat eine dicke, auf der Außenseite grüne Mittelpartie und ist innen auf weißem Grunde violettbraun geadert, er trägt einen etwa 35 mm langen, goldgelben, vorn mehr weißen Bart. Der abwärts gebogene Teil ist dunkelviolett, in der Mitte 32 mm breit. Die inneren Perianthblätter sind aufrecht, helmartig zusammengeneigt, 65 mm lang, 36 mm breit, am Grunde nagelartig verschmälert und hier auf der Innenseite auf weißlichem Grunde rotbraun geadert, sonst von violetter Farbe. Die Griffelschenkel sind 45 mm lang, 16 mm breit, an der Spitze 14 mm tief gespalten und hier wenig gezähnt; sie sind in der mittleren Partie und an der Spitze hellviolett, im übrigen bläulichweiß. Das Narbenläppchen ist kurz, erstreckt sich aber über die ganze Breite des Griffelschenkels. Der freie Teil des weißen Filamentes ist 13 mm lang, die im ungeöffneten Zustand 15 mm lange, bläulichweiße Anthere enthält weißen Pollen, der etwa 10 mm oberhalb des Bartes dargeboten wird. Die Blüten sind protandrisch, doch öffnen sich die Antheren erst nach völliger Entfaltung der Blüte, die eine kurze Dauer hat.

Bei der gelben Form war der Fruchtknoten grün, 17 mm lang, die Perianthröhre 33 mm lang, davon die untersten 20 mm solid, die Kanäle nektarlos. Die äußeren Perianthblätter sind 65 mm lang, 30 mm breit, goldgelb, außen in der mittleren Partie grünlich, innen am Grunde braun geadert, der Bart ist 32 mm lang, goldgelb. Die inneren Perianthblätter sind 65 mm lang, in der Mitte 42 mm breit, gelb, am Grunde braun geadert. Die Griffelschenkel sind gelb, wo sie bei der violetten Form violett sind, sonst weiß, 40 mm lang, 18 mm breit. Filamente, Anthere und Pollen weiß. —: 17. 5. 1924. Gezeichnet.

Die geringe Länge der Perigonröhre — 35 mm gegenüber 18 mm Länge des Fruchtknotens und 65 mm der äußeren Perigonabschnitte — wie auch die Abbildung machen es mir wahrscheinlich, daß hier auch Kirchner dem Mißverständnis, welches durch Gleichsetzung von Gesamtart *I. pumila* und *I. pumila* sensu stricto so oft vorkommt, unterlegen ist. Da jedoch das aus dem Wiener botanischen Garten stammende Exemplar mit der Abbildung ziemliche Ähnlichkeit zeigt, so daß es als Bindeglied aufgefaßt werden könnte, füge ich auch die Kirchner'sche Abbildung, die ich für *I. chamaeiris* ansehen muß, bei.

Verlängerung der Blumenkronröhre. Diese übertrifft den Fruchtknoten mindestens 4—5mal an Länge, oft noch mehr, und ist auch stets länger als die Perigonabschnitte. (Abb. 703.) Selbst bei der noch sehr langröhrigen *I. pseudo-pumila* ist die Perigonröhre nur mehr etwa dreimal so lang wie der Fruchtknoten und den Perigonabschnitten gleich lang und dieser steht auf einem bis über 1 dm hohem Stengel, bei *I. chamaeiris* ist die Röhre bereits kürzer als die Perigonabschnitte. An dem Exemplar aus dem Wiener Botanischen Garten fand ich den Fruchtknoten 17 mm, die Perigonröhre 60 mm lang. Bei den Mödlinger Exemplaren war sie noch bedeutend länger, etwa 7—7.5 cm.



Fig. 702. *Iris pumila*, Blüte, erster Mödlinger Typus (vergl. den Text). (Original B.)



Fig. 703. *Iris pumila*, Blüte, zweiter Mödlinger Typus (vergl. den Text). Spatha entfernt. (Original B.)

Der Ausdruck Perigonröhre ist eigentlich insoweit unrichtig, als der durch die Röhre laufende Griffel fast vollständig mit dieser verwachsen ist, bei dem Wiener Exemplar bis 1 cm unterhalb der Teilungsstelle der Perigonabschnitte. Ob der Griffel an diesem hochgelegenen Teil noch imstande ist, Nektar ab-

zuscheiden, bleibt noch zu untersuchen. Ich konnte Nektarabscheidung niemals wahrnehmen. Wie bereits erwähnt, zeichnet sich der Fruchtknoten dieser Art dadurch aus, daß die Scheidewände im unteren Teile einander nicht erreichen, der Fruchtknoten daher unten einfächerig ist.

Daß man bei der Artabgrenzung zu einem derartigen Merkmal Zuflucht nehmen muß, liegt in der unglaublichen Variabilität der Blütenformen begründet, die nicht einmal an einem und demselben Individuum ganz gleiche Blüten hervorbringt. Die untersuchten Formen zeigen schön die — in der Form, nicht in der Länge der Perigonröhre — gleitende Verbindung mit *I. chamaeiris*. Unter den Mödlinger Exemplaren fand ich Blüten nach Form der Abb. 702 und solche wie in Fig. 703 abgebildet. Die ersteren erinnern in ihrer Form stark an *I. arenaria*; hervorgebracht wird diese Ähnlichkeit durch die Lage der Standarten, die hier keine Aufrichtung erfahren, sondern bis zur Spitze schräg nach außen gerichtet sind, ja die Spitze neigt sich gewöhnlich sogar noch weiter nach außen, so daß sie sogar die Horizontale erreicht und gelegentlich selbst überschreitet. Der Hauptteil der Standarte behält hier also diejenige Lage bei, die der Nagel aller Perigonabschnitte — bei anderen Blüten nur der der äußeren — stets einnimmt, wodurch auch der trichterförmige untere Teil der *Iris*-Blüten gebildet wird. Die gleiche schräg nach oben und unten führende Lage weisen auch die Nägel der äußeren Perigonblätter auf, die etwa die Hälfte der Gesamtlänge des Perigonabschnittes einnehmen, also im Durchschnitte etwa 2 cm lang sind. Die Endabschnitte der Hängeblätter zeigen, was bei *I. pumila* besonders häufig vorkommt, eine so starke Krümmung nach abwärts und rückwärts, daß sie direkt nach unten eingerollt erscheinen. Sie sind länglich-eiförmig und tragen noch über ihr unteres Drittel den über den Nagel bis zur Basis des Abschnittes verlaufenden Bart. Entsprechend der steilen Lage des unteren Teiles der Lippenblätter stehen auch die Griffeläste steil aufrecht, nur wenig nach außen gekrümmt, so daß ihre Endlappen fast die geradlinige Fortsetzung der Griffeläste bilden. Sie sind so wenig aufgekrümmt, daß die Seitenansicht des ganzen Griffelschenkels nur ein ganz flachgestrecktes S bildet. Die Endlappen sind schmal länglich, am Außenrande unregelmäßig scharf gesägt. Die Innenränder jedes Paares streben in spitzem Winkel auseinander. Die schmal halbmondförmige Narbe nimmt die gesamte Breite des Griffelastes ein.



Fig. 704. *Iris pumila*, Blüte. (Nach Dykes.)

Die zweite Mödlinger Type gleicht der ersten in allen Teilen ziemlich genau; die Endlappen der Hängeblätter sind aber häufig nur bis zur Senkrechten gekrümmt. Der Unterschied liegt darin, daß hier die inneren Perigonblätter zwar in ihrem Nagel ebenfalls die nach außen führende Richtung zeigen, sich dann aber in einem sanften Bogen aufrichten. Wenn sie sich auch etwas über die Lotrechte einwärts krümmen, können sie sich doch nicht mehr zu einer Krone zusammenschließen, da einerseits die Krümmung eine viel zu schwache ist, anderseits aber der untere

Teil so weit trichterig auseinander strebt, daß die Distanz an der Aufbiegungsstelle bereits eine zu große ist. — Beide Mödlinger Exemplare waren hellgelb.

Eine bereits geschlossenere Form bildet Dykes (46) ab. (Fig. 704.) An dieser Blüte fällt namentlich die starke Rückkrümmung des Endlappens der äußeren Perigonabschnitte auf, die überdies auffallend kurz sind, kaum die halbe Nagellänge aufweisen. Die Krümmung ist hier so stark, daß der Lappen nach der Krümmung wieder parallel zum Nagel zu liegen kommt und dann noch weiter eingerollt wird. Der Nagel der Standarten macht die Schrägung der äußeren Abschnitte nicht mit, sondern steht viel steiler; dadurch genügt schon die geringe Wölbung der Standarten, um diese zu einer ziemlich geschlossenen Krone zusammenzuneigen.

Eine Form mit besonders starker Einwölbung der Standarten bildet Hegi[1]) ab; diese bilden bereits eine dicht geschlossene Krone. Sie fällt aber weiters durch die nicht zu seltene Erscheinung auf, daß die äußeren Perigonabschnitte mit ihrem Endlappen fast horizontal, d. h. nur etwas abwärts geneigt stehen. Die Blüte erscheint dadurch niedrig und weit.

Im scharfen Gegensatz zu dieser Form Hegi's, aber mit der von Dykes durch gedrungenere Übergänge verbunden, fand ich die in Fig. 705 abgebildete Form des Wiener Botanischen Gartens unbekannter, aber sicher unverfälschter Herkunft. Bei dieser Form ist die ganze Blüte förmlich in die Höhe gezogen. Dieser Eindruck wird durch die — ganz im Gegensatz zu den Mödlinger Formen — außerordentlich steile Stellung der Nägel sämtlicher, besonders aber der inneren Perigonteile bereits eingeleitet; ganz besonders ist es aber die auffällige Entwicklung des Spreitenteiles der Standarten, die obendrein fast senkrecht stehen. Die Einwärtskrümmung der Standarten, die etwas oberhalb des Nagels beginnt, verwandelt sich vor dem letzten Drittel der Gesamtlänge wieder in einen leichten, auswärts gewendeten Bogen, so daß die Spitzen der Standarten nicht zusammen neigen. Im Gegensatz zu den Standarten, bei denen der Nagel nur 15 mm lang ist bei einer Gesamtlänge von 47 mm, ist der herabhängende, besser gesagt zurückgeschlagene Teil der äußeren Perigonblätter etwas kürzer als der aufrechte. Die ganze Spreite ist nur um 2 mm länger als der 20 mm lange Nagel. Die Perigonröhre ist bei dieser Form, wie schon erwähnt, 60 mm lang, der Fruchtknoten 17 mm. Die Griffeläste sind von der Teilungsstelle bis zur Narbe 20 mm, bis an die Spitzen der Oberlippen 23.3 mm lang. Die Antheren, die durch den hellblauen Pollen hellblau gefärbt erscheinen, sind bei dieser Form bedeutend niedriger als die Narbe, was, wie unten gezeigt werden soll, nicht immer der Fall ist.

Diese violette Form zeigt in ihrer Färbung und Zeichnung recht deutlich die Variationsmöglichkeiten in der Blütenfarbe. Die Standarten sind rotviolett und tragen gegen den Nagel zu eine rotbraune Adernzeichnung. Der Nagel selbst ist hellila. Ebenso ist der Nagel der Lippen hellila, trägt aber eine braunviolette Adernzeichnung. Die Endlappen der Hängeblätter sind, namentlich in der Mitte, tiefbordeauxrot mit noch dunklerer Aderung. Der Bart ist vorne weiß, weiter rückwärts im Schlund sind die Haare an den Spitzen goldgelb. Die Griffeläste sind am Rande hellrotlila und tragen einen hell blaulila Rückenstreifen. Noch heller rotlila sind die mit hellblauen Adern gezierten Endlappen der Griffeläste.

Bis auf das Auseinanderweichen der Standartenspitzen zeigt diese eben beschriebene Form bedeutende Ähnlichkeit mit der oben erwähnten (Fußnote S. 1044), von Kirchner beschriebenen Pflanze (Fig. 706), die jedoch durch ihre kurze Perigonröhre als *I. chamaeiris* — günstigsten Falles als ein *Pumila*-Bastard zu bezeichnen wäre.

Biologisch wurde *I. pumila* von Warnstorf (**208**) und Ponzo (114) beobachtet, doch sind diese Beobachtungen nur auf die Blüteneinrichtungen selbst beschränkt.

[1]) Hegi, Ill. Fl. v. Mitteleuropa, Bd. II, S. 286.

Warnstorf stellt fest, daß die Antheren bald unter dem Narbenlappen stehen, bald darüber hinausragen. Im ersten Falle müssen die blütenbesuchenden Insekten beim Hineinkriechen in den Schlund zuerst den herabgeneigten, mit Papillen bedeckten Narbenlappen berühren, während sie bei den anderen nur mit der der nach unten offenen Anthere in Berührung kommen können, wobei sie sich mit Pollen beladen. Ponzo hingegen fand, daß die Antheren nach dem Aufblühen nicht die Narben



Fig. 705. *Iris pumila*, Blüte des Wiener Exemplares (vergl. den Text), charakteristisch die hohe Form. (Original B.)

Fig. 706. *Iris chamaeiris*; von Kirchner für eine große Gartenform der *I. pumila* betrachtet (vergl. Fußnote S. 1044). (Original K.)

erreichen, sondern erst gegen Ende der Anthese, wenn die Narbenlappen „un po' più divaricati" sind, d. h. wohl etwas zu welken beginnen, am Ende reichbelegt werden können. In dreijähriger Beobachtung konnte Ponzo aber niemals einen Erfolg dieser falschen Autogamie beobachten. Die Blüten sind nach meiner eigenen Beobachtung etwas protandrisch. Der Intervall ist aber sehr kurz. In der Nacht erblühte Knospen zeigten schon am folgenden Vormittag empfängnisfähige Narben. Ein ausgesprochenes Überragen der Narbe durch die Anthere habe ich bei echter

I. pumila nicht beobachtet, wohl aber bei anderen Arten, wie *I. Reichenbachii*, einer kleinen Form von *I. virescens* (Fig. 707), die bekanntlich der *Pumila*-Gruppe sehr nahe steht. Hegi bildet jedoch einen Griffelast von *I. pumila* ab (Fig. 707 A), an dem die Anthere den Narbenlappen deutlich berührt. —

Die Blüten erscheinen schon vor allen anderen Arten, im April—Mai und sind sehr kurzlebig, nach Warnstorf oft schon nach einem Tag verblüht. Ich fand meist eine zweitägige Anthese. Eine Nektarausscheidung konnte ich niemals feststellen. Ebenso war es mir nicht möglich, Insektenbesuch zu beobachten. Der Größe der Blüte nach müßten Bienen die legitimen Bestäuber sein. Der Fruchtansatz ist bei Wildformen im allgemeinen gut, bei Gartenformen schlecht. (**208**, 114, B.)

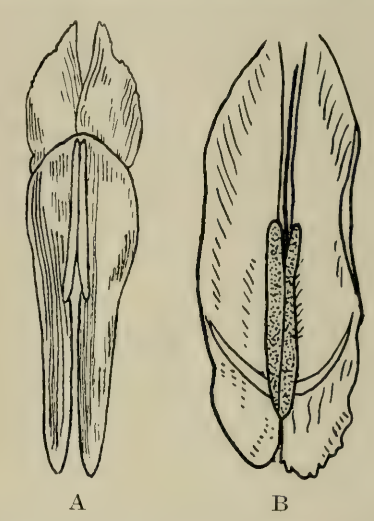


Fig. 707. A *Iris pumila*, B *Iris Reichenbachii* (zu *I. virescens*), Griffelast mit Staubblatt. Bei B überragt (ausnahmsweise) die Anthere die Narbe. (A nach Hegi, B Original B.)

In der Gesamtart *I. lutescens* müßte, nach ihrer Verwandtschaft mit der Gesamtart *I. pumila*, wegen der längeren Perigonröhre *I. virescens* vorangestellt werden, entgegen der üblichen Reihung, nach der *I. lutescens* sensu stricto an erster Stelle steht. Beide Arten stimmen in ihrer Einblütigkeit auf unverzweigtem Stengel — selten sind 2 bis 3 Blüten — mit der Gesamtart *I. pumila* überein und werden wegen der Ähnlichkeit auch im Aussehen der Blüte von Dykes (45, 46) als „kräftige *I. chamaeiris*“ bezeichnet und zu dieser Art gezogen.

I. virescens wurde im Hohenheimer Botanischen Garten von Kirchner (Manuskript) untersucht. Sie blühten dort im Jahre 1902 am 10. Mai. Der niedrige Stengel ist einblütig und trägt 2 krautige, nur an der Spitze etwas häutige, gegenständige Hochblätter, die an der Blüte bis zur Spitze der Perianthröhre reichen. Die schmutzig gelblichweißen Blüten haben einen ähnlichen Duft wie *I. germanica* und sind protandrisch. Auf einem kurzen Blütenstiel steht der 15 mm lange Fruchtknoten, der die grüne, etwa 35 mm lange, 5 mm dicke, zylindrische, am oberen Ende trichterig erweiterte Perianthröhre trägt. Die äußeren Perianthabschnitte sind in der gewöhnlichen Weise zurückgeschlagen, 60 mm lang, in der Mitte 22 mm breit, länglich, an der Spitze ein wenig ausgerandet, nach dem Grunde keilig bis auf eine Breite von 8 mm verschmälert; sie sind schmutzig hellgelb mit dunkleren grünlichgelben Adern und tragen auf einer Länge von 33 mm vom Grunde einen aus goldgelben Haaren bestehenden Bart. Die 3 inneren Perianthabschnitte sind helmförmig aufgerichtet, eiförmig-länglich, 70 mm lang und in der Mitte 30 mm breit; sie erscheinen aber schmäler, weil ihre Ränder nach hinten umgebogen sind; sie sind durchscheinend dünn, von derselben Farbe wie die äußeren Abschnitte, am Grunde schmutzig violett geadert. Der hellgrüne Griffel ist in seinem untersten Teil mit der Perianthröhre zusammengewachsen, nur in den obersten 10 mm frei; seine Schenkel sind der Länge nach gewölbt, bis zur Trennung in die beiden 10 mm langen Zipfel 30 mm lang, 15 mm breit; sie sind gelblichweiß, die in die Höhe gerichteten Zipfel etwas lebhafter gelb; an der Stelle der Spaltung in die beiden Zipfel trägt der Griffelschenkel an seiner Unterseite ein über seine ganze Breite reichendes, weißes Narbenläppchen, dessen empfängnisfähige Oberseite im ersten Blütenstadium der Unterseite des Griffelschenkels dicht angedrückt ist. Unmittelbar hinter dem Narben-

läppchen liegt die im aufgesprungenen Zustand 14 mm lange, weiße Anthere, welche auf einem weißen, 20 mm langen Staubfaden steht und an ihrer Unterseite den weißen Pollen darbietet. Die Griffelschenkel verlaufen etwa 10 mm oberhalb der äußeren Perianthabschnitte. Besucher wurden nicht beobachtet. (K.)

Im Gegensatz zu diesen Angaben fand ich bei der kleineren und zarteren *I. Reichenbachii* (= *I. virescens* var. *Reichenbachii*), die zufolge ihrer Zartheit noch stärker an *I. chamaeiris* gemahnt, mitunter deutlich die Narbe überragende Antheren. (Fig. 707.) Die Antheren öffnen sich dabei in der Weise, daß sie in der Mittellinie der Außenseite aufspringen und die Antherenwände sich vollkommen flach legen. Dadurch erscheint die Außenseite ganz dick mit Pollen bedeckt. Später biegt sich aber, anscheinend durch Austrocknung, der äußerste Antherenrand mit der Kante nach rückwärts (oben). Dadurch ist es nicht ausgeschlossen, daß gegen Ende der Anthese bei Ausbleiben von Insektenbesuch noch auf dieser Kante liegende Pollenkörner auf die Narbe gelangen und so Autogamie eintritt. Ob diese jedoch Erfolg hat, konnte nicht festgestellt werden.

Als einen deutlichen Unterschied gegen *I. pumila* zeigt diese Art die bedeutend breiteren, doch stumpferen und weniger scharf gesägten Endlappen des Griffelastes.

Beim Verblühen beobachtete ich an dieser Art, daß sich die Blütenteile nicht, wie bei anderen Arten, einfach nach oben, sondern korkzieherartig, spiralig eindrehen, was noch nach der Anthese ein Erkennen leicht ermöglicht (B.).

Auch *I. lutescens* sensu stricto wurde von Kirchner (Manuskript) im Hohenheimer botanischen Garten beobachtet. Die daselbst (April—Mai 1895) beobachteten Pflanzen blühten in Pulsen: am 28. 4. vormittags blühten alle Stöcke und am nächsten Tage waren die Blüten verblüht, erst am 3. 5. waren gegen mittag wieder zahlreiche Blüten offen, diese blühten am 4. 5. noch und waren am 5. 5. verblüht, dann traten am 8. 5. wieder zahlreiche offene Blüten auf, die am 9. 5. abblühten. Die Blüten waren homogam und herkogam. Sie sind gelb gefärbt und haben einen schwachen Honigduft, tragen am Grunde 2 gegenständige breit-lanzettliche Hochblätter. Auf dem sehr kurzen Blütenstiel steht ein länglich-dreikantiger Fruchtknoten, der die etwa 10 mm lange Perianthröhre trägt. Die äußeren Abschnitte der Blütenhülle sind länglich-spatelförmig, 40 mm lang, ihr vorderer zitronengelber Teil breitet sich flach aus und ist an seinem oberen Ende 16 mm breit; der untere Teil steht aufrecht, ist weißlich mit rotbrauner Aderung und trägt einen orangegelben Bart, der sich 25 mm weit von der Basis in die Höhe zieht. Die inneren Perianthabschnitte richten sich aufwärts, sind 33 mm lang, 11 mm breit, zungenförmig, oberwärts flach und von zitronengelber Farbe, nach unten der Länge nach rinnig zusammengebogen, weißlich mit rotbraunen Adern. Die Staubblätter trennen sich am oberen Ende der Perianthröhre von deren Innenwand, ihre Filamente haben von hier an noch eine Länge von 5 mm, die Antheren sind 8 mm lang und entlassen an ihrer unteren Seite den gelben Pollen, ihre Spitze befindet sich 2 mm hinter dem Narbenläppchen. Der Griffel hat eine Länge von 10 mm, seine blattartigen Schenkel sind 23 mm lang, ihre unteren, bis zu dem 8 mm vor den Spitzen stehenden Narbenläppchen reichenden Teile weißlich, die halbeiförmigen, spitzen, gezähnten Endzipfel hellgelb. Die äußeren Perianthabschnitte stehen so nahe an den Griffelschenkeln, daß zwischen ihrem Barte einerseits und der Anthere und dem Narbenläppchen andererseits nur ein ganz geringer Zwischenraum ist und auch kleinere Insekten beim Besuch die Bestäubungsorgane streifen müßten. Doch konnte ich keine Besucher an den Blüten wahrnehmen. Die Absonderung und Bergung des Nektars erfolgt wie bei den übrigen Arten. Die Pflanzen des Hohenheimer botanischen Garten setzten gar keine Früchte an, vermutlich wegen des Unterbleibens von Fremdbestäubung durch Insektenvermittelung und der Unmöglichkeit spontaner Selbstbestäubung. (A. u. G., K.)

I. aphylla. (Fig. 708.) Wenn diese Art auch ihr Blattwerk über den Winter vollständig verliert, so entwickelt sie sich doch so schnell, daß sie ihre Blüten schon zeitig im Mai, die letzten im Juni entfalten kann. Einige Formen, namentlich die ungarischen, bringen regelmäßig im September bis Oktober einen zweiten Flor. Normal entwickeln sich die Blüten auf einem unter der Mitte geteilten Stengel von je nach der Rasse wechselnder Höhe. Auf Standorten, an denen die Pflanze um ihre Existenz zu kämpfen hat, wird er oft nur 5 cm hoch. Dann unterbleibt natürlich auch die charakteristische Verzweigung. Bei der var. *hungarica* wird er in der Regel nur 20 cm, bei der var. *Fieberi* ca. 30 cm lang. Es gibt aber auch kräftige Formen mit mehrere Dezimeter hohen Stengeln.



Fig. 708. *Iris aphylla,* Blüte. (Original B.)

Die schmal abgerundeten bis aufgeblasenen Spathablätter sind zur Blütezeit noch vollständig — wenn auch oft, z. B. bei var. *typica*, sehr dünn — krautig. Sie sind entweder grün oder dunkelviolett überlaufen, im letzteren Falle zeigen auch die Basen der Laubblätter einen violetten Anflug. In den Spathen sitzen die Blüten fast ohne Blütenstiel. Vor der Anthese zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen der var. *typica* einerseits und var. *Fieberi* und var. *hungarica* anderseits, indem die Knospen der var. *typica* aufrecht stehen, bei den beiden anderen Varietäten dagegen

mehr oder weniger nicken. Auch im Fruchtknoten liegt ein Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen, indem er bei var. *typica* deutlich sechskantig ist, bei den beiden anderen tief dreifurchig und dadurch stumpf dreiseitig.

Im Bau der Blüte sieht *I. aphylla* der *I. germanica* sehr ähnlich. Namentlich erhält man aus Samen der *I. germanica* sehr *aphylla*-ähnliche Formen, was Dykes zu der Meinung veranlaßt, diese gehöre vielleicht mit zu den Stammeltern der *I. germanica*[1]). Die wilde *I. aphylla* ist meist blauviolett bis rotviolett. In Kultur findet man hingegen, aus Sämlingen gezogen, auch weiße, gelbe und fahl graublaue Formen. Auch der Bart variiert in der Farbe. Meist ist er weiß und blau gezeichnet; er kann jedoch im rückwärtigen Teile auch gelblich sein. Diese Vielseitigkeit führte zur Aufstellung zahlreicher Lokalrassen, nach Dykes (45, 46) 25 bis 40. Im Gegensatze zur *I. germanica* ist die Abwärtskrümmung der Hängeblätter meist eine unvollkommene. Die Endlappen erreichen in der Regel nicht einmal die Lotrechte, sondern sind nur leicht abwärts geneigt.

Eine offenbar zur var. *typica* gehörige Form beschreibt Kirchner (Manuskript) aus dem Hohenheimer botanischen Garten: Die Blüten enwickeln sich im Mai; sie sind fast sitzend in der Achsel der aufgeblasenen krautigen Hochblätter, lebhaft violett gefärbt, holunderartig duftend und protandrisch, in der Blüteneinrichtung denen von *I. germanica* sehr ähnlich. Die Perianthröhre ist (botan. Garten in Hohenheim, 23. 5. 1899) 25 mm lang; die abwärts gebogenen äußeren Abschnitte sind lebhaft violett, am Grunde weißlich mit violetten und rotbraunen Adern; sie haben eine verkehrteiförmige Gestalt, eine Länge von 65, vorn eine Breite von 30 mm und tragen auf den untersten 35 mm einen hell bläulichen, nach hinten in Gelb übergehenden Bart. Die inneren, helmartig aufgerichteten Perianthabschnitte sind ebenso gefärbt und gezeichnet, wie die äußeren, etwa 70 mm lang, in der Mitte 36 mm breit, am Grunde ziemlich plötzlich in einen 15 mm langen, rinnenförmigen Nagel zusammengezogen. Die bläulichweißen Staubblätter haben etwa 15 mm lange Filamente und ebenso lange Antheren; ihre den bläulich-weißen Pollen nach unten darbietende Fläche befindet sich in einer Höhe von etwa 19 mm über den äußeren Perianthabschnitten und unmittelbar oder um einige Millimeter entfernt hinter dem Narbenläppchen. Die Griffelschenkel sind hellviolett, 40 mm lang, 16 mm breit, an der Spitze in zwei lanzettliche, spitze, gezähnte, 10 mm lange Zipfel gespalten und tragen auf ihrer Unterseite hinter der Spaltung das fast über ihre ganze Breite reichende Narbenläppchen. Insektenbesuch wurde nicht bemerkt. Die Pflanzen im botanischen Garten München setzten 1924 nur wenig Früchte an; es fanden sich 4 Kapseln auf dem ganzen Beete. (K.)

Die var. *Fieberi* (= *bohemica*) hat längliche bis länglich-lanzettliche Hochblätter, die zur Blütezeit oberwärts bereits abzusterben beginnen. Die Perigonröhre ist nur so lang, höchstens ein wenig länger als der Fruchtknoten. Im Gegensatz zu den breiten Perigonabschnitten der var. *typica* sind diese hier sehr schmal, bei einer Länge von etwa 5 cm nur 15 mm breit, verkehrt länglich-lanzettlich und sind ziemlich allmählich, die äußeren vom oberen Drittel an, bis zur Perigonröhre verschmälert. Am Grund sind sie weißlich und rotbraun geädert. Die Endlappen der Griffeläste sind bei der var. *typica* ziemlich schlank, an der Innenseite ganzrandig oder schwach gezähnt (Fig. 709), bei der var. *Fieberi* sind sie überhaupt nur wenig gezähnt, innen ganzrandig.

Die Spatha der var. *hungarica* ist besonders stark aufgeblasen und plötzlich in eine meist scharfe Spitze verschmälert und trockenrandig (var. *typica* und var. *Fieberi* haben stumpfliche Hochblätter). Die Perigonröhre ist doppelt so lang wie der Fruchtknoten. Die Perigonabschnitte sind länglich-verkehrt-eiförmig, bis fast

---

[1]) Nunmehr ist diese Frage durch Berckmüllers Untersuchungen (vergl. S. 1012 ff.) ja geklärt.

3 cm breit und etwas plötzlich in den Nagel verschmälert. Die Endabschnitte der Griffeläste sind hier ziemlich breit, meist grob gezähnt, dabei die Zähne oft fast linealisch verlängert. Bei dieser Varietät sind aber auch die Innenränder gezähnt.

An *I. hungarica* untersuchte Singhof (144) die Nervatur. In den verkehrt-eiförmigen, fast dreimal so langen als breiten inneren Perigonblättern gehen von den parallel zum Mittelnerv verlaufenden, geraden Seitennerven, die die gleiche Höhe erreichen wie der Mittelnerv, fünf oder mehr verzweigte Nebennerven ab, die fast den Blattrand erreichen, außerdem, namentlich im oberen Teile auch noch ungeteilte Nebennerven, die sich nur bis zur Mitte zwischen Blattrand und Seitennerv erstrecken. Während sich die oberen Nebennerven unter annähernd gleichen spitzen Winkeln abzweigen, laufen die untersten bis über die Hälfte ihrer Länge mit den Seitennerven parallel und schlagen dann erst die gleiche Richtung wie die übrigen ein. An diesen letzten Nebennerven befinden sich zahlreiche verzweigte oder unverzweigte sekundäre Äste, die fast alle mit den oberen Nebennerven die gleiche Richtung besitzen. Ziemlich tief im Blatte geht vom Hauptnerv jederseits eine Verzweigung ab, die parallel zu ihm verläuft und fast in gleicher Höhe frei endigt. Die äußeren Perigonblätter besitzen eine ungeteilte Mittelrippe und nur gegen ihre Spitze zu mäßig verzweigte, parallele Seitennerven. Am Grunde der letzteren entspringen je ein Nebennerv, der etwas kürzer als die Seitennerven ist und sich ebenfalls nur gegen sein Ende zu wiederholt gabelt. Von den Seitennerven des inneren Kreises zweigt noch in der Perigonröhre ein Nebennerv ab, der in die äußeren Perigonblätter eintritt, er reicht dort, parallel den übrigen Nerven, bis in die Mitte des Blattes, wo er sich wie die anderen verzweigt. Am Grunde des Blattes gibt er einen ihm parallelen, kurzen und verzweigten Seitenast ab, so daß im unteren Teile der äußeren Perigonblätter acht der Mittelrippe parallele Nerven vorhanden sind, die von innen nach außen kürzer, aber dafür reicher an Verzweigungen werden. (K., A. u. G., 45, 46, 144 B.)

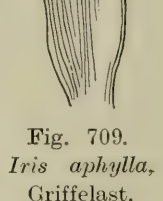


Fig. 709. *Iris aphylla*, Griffelast. (Nach Hegi.)

I. variegata variiert namentlich in der Färbung und Zeichnung der Blüte sehr stark, aber auch in der Blütenform und schließlich in der Größe der ganzen Pflanze. Wie bei *I. pallida* treten große Tieflandformen mit bis 4 dm hohem Stengel, der dann auch mehrere Seitenzweige aufweist, und niedrige Hochlandsformen, deren Gesamthöhe nicht 35 cm überschreitet, auf. Manche Wildformen blühen schon zeitig im Mai, andere dagegen erst mehrere Wochen später, mit den letzten *Pogoniris* zugleich.

In der Form gleicht die Blüte meist einer kleinen *I. germanica* (Fig. 710), doch ist die Abwärtskrümmung der äußeren Perigonabschnitte keine so vollständige, wie dies bei *I. germanica* normal der Fall ist. Diese Krümmung kann aber häufig fast ganz ausbleiben (Fig. 711), so daß der Endteil der Spreite fast horizontal steht. Eine Konstanz in diesem Merkmal liegt aber nicht vor. Ich konnte an einem und demselben Individuum beobachten, daß die erste Blüte nach dem zweiten, die weiteren nach dem ersten Typus waren.

Die Spathablätter sind zur Blütezeit noch ganz krautig, länglich-lanzettlich bis länglich, stark aufgeblasen und ziemlich plötzlich in eine scharfe Spitze zusammengezogen. Nur die äußeren Spathablätter sind öfters auch stumpflich. Diese sind, wie bei *I. aphylla*, auch öfter violett überlaufen, was auch hier eine Parallele an der Basis der Laubblätter findet.

Der etwa dreikantige Fruchtknoten ist fast sitzend. Die Perigonröhre ist etwa doppelt so lang wie der Fruchtknoten, 20—24 mm lang und in der Mitte etwa 3—4 mm dick. Mit ihrer Innenwand ist der Griffel in einer Länge von etwa 15 bis 20 mm verwachsen, so daß sie nur auf eine Strecke von etwa 4 mm unterhalb der Staubblattinsertion hohl ist. Die inneren Perianthabschnitte sind verkehrt

eiförmig, oben rund und laufen gegen den Blattgrund zu ganz spitz zu. Sie sind etwas kraus, ca. 45—48 mm lang und vorne 20 bis 25 mm breit, der untere Teil ist auf eine Länge von etwa 12 mm nach oben rinnig gefaltet und dadurch zu einem Nagel zusammengezogen. Ihre Nervatur zeigt einen gegabelten Hauptnerv und so lang wie dieser oder sogar noch etwas länger, zwei parallele Seitennerven dicht neben dem Hauptnerv, mit dem sie durch zahlreiche Anastomosen verbunden sind. Von den Seitennerven entspringen etwa 14 Nebennerven, die in der Mitte am längsten sind und nach oben zu wenig, nach unten rasch an Länge abnehmen. Die längsten Nebennerven sind über ihrer Mitte stark nach außen gebogen und tragen bis zu sechs, zum Teil selbst

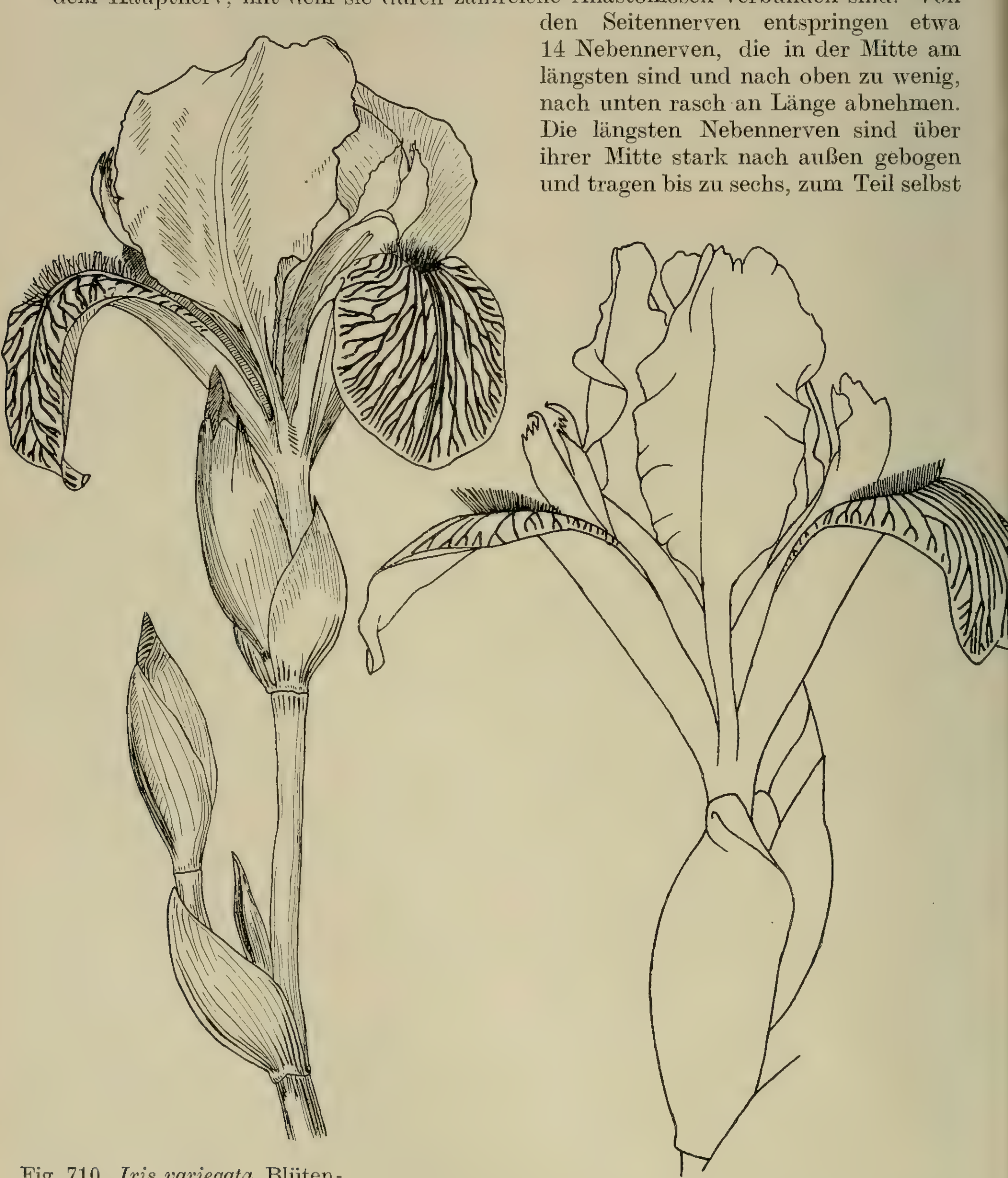


Fig. 710. *Iris variegata,* Blütenstand, Blüte mit herabhängenden äußeren Perigonabschnitten. (Original B.)

Fig. 711. *Iris variegata,* Blüte mit fast horizontalen Endlappen der äußeren Perigonabschnitte. (Original K.)

wieder verästelte Verzweigungen zweiter Ordnung, die oft beinahe waagerecht dem Rande zustreben. Wie die Hauptnerven sind auch die mittleren Nebennerven mit den Seitennerven und untereinander durch Anastomosen verbunden. (Fig. 712.) Ähnlich ist die Nervatur der äußeren Abschnitte. Manchmal stehen die Standarten fast starr aufrecht (Fig. 711) oder aber sie krümmen sich sogar stark gegeneinander und bilden eine Krone. (Fig. 710.) Die äußeren Perigonblätter steigen in ihrem rückwärtigen Teil etwa bis zur halben Länge schräg auf; die vordere Hälfte ist mehr oder weniger stark nach unten gebogen. Ihre Gesamtlänge beträgt nur 48 mm. Der vordere hängende Teil ist auf etwa 18—20 mm verbreitert; gegen den Grund verschmälern sie sich allmählich, so daß ihr Umriß etwa länglich verkehrt-eiförmig, ja man könnte fast sagen keilförmig wird, da die breiteste Stelle etwa am oberen Drittel liegt. Der aufsteigende Teil ist zu einer vorne 6 mm, am Grunde 4 mm breiten, nach oben offenen Rinne zusammengebogen. Der Bart reicht von der Basis über eine Länge von etwa 30 mm.

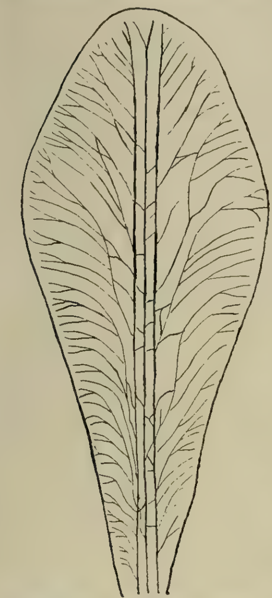


Fig. 712. *Iris variegata*, Nervatur der inneren Perigonabschnitte. (Nach Singhof.)

Die gekielten Griffeläste haben eine Länge von 35—40 mm. Sie spalten sich in zwei schräg nach vorne aufgerichtete, ziemlich breite, spitzliche, spreizende Endlappen von ca. 10 mm Länge, die grob oder undeutlich gesägt sind. An der Stelle der Spaltung steht, 4—10 mm vor der Spitze der Anthere, das weißliche Narbenläppchen, welches die Breite des Griffelastes nicht erreicht, und, wie fast stets bei *Iris*, in jüngeren Blüten nach oben geklappt und mit der empfängnisfähigen Seite dem Griffelschenkel dicht angepreßt ist. (Fig. 713.) Die Filamente der Staubblätter sind hellgelb oder weiß, 11—13 mm lang; die Antheren sind im geöffneten Zustand 7 mm lang und infolge des weißen Blütenstaubes weiß. Sie stehen etwa 8 mm über den äußeren Perigonabschnitten.

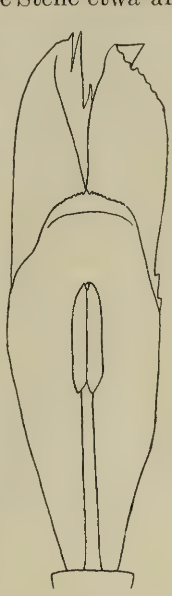


Fig. 713. *Iris variegata*. Griffelast und Staubblatt. (Original K.)

Ihre Auffälligkeit verdankt die Blüte ihrer lebhaften Färbung. Die Grundfarbe ist meist ein lebhaftes Goldgelb. Die Standarten sind zur Gänze goldgelb, nur am Grunde zeigen sie eine schwache schwarzbraune Aderung oder eine mehr oder weniger hervortretende dunkle Punktierung. Ebenso sind die Griffelschenkel goldgelb. Den Charakter geben der Blüte aber die äußeren Perigonabschnitte. Auch diese zeigen einen goldgelben Grund. Selten ist die goldgelbe Grundfarbe durch weiß ersetzt, welches sich durch Kreuzung in blau verwandeln läßt[1]). In manchen Fällen ist die Grundfarbe der unteren Hälfte goldgelb, die vordere weiß und gegen den Rand zu wieder goldgelb. Auf diesem Grund, jedoch nur auf der Oberseite des Blattes, ist dieses mit einer lebhaft dunkelrotbraunen, kastanienbraunen, oder seltener rotvioletten dichten Aderzeichnung versehen und ebenso ist der Bart goldgelb mit schwarzbraunen Haarspitzen. Nach Paasche (108) ist die rotviolette Färbung der Innenseite auf breite, den Nerven folgende Linien beschränkt, die zum Blattrande hin noch breiter werden und schließlich ineinander übergehen.

[1]) Meines Erachtens verliert die Blüte jedoch dadurch sehr an Schönheit!

Die Mittelnervregion und eine schmälere oder breitere Randzone zeigen die gelbe Grundfarbe. Die längs verlaufenden und zum Rand streichenden Nerven sind rotbraun und ebenso gefärbte Flecken finden sich innerhalb der Areale der Randzone. An der Außenseite ist die Mittelnervregion zunächst, so wie die ganze Perigonröhre, grün und wird erst allmählich gelb. Über den Nerven setzt sich die grüne Farbe aber bis in die gelbe, goldig glänzende, breite obere Blattfläche fort. Auf beiden Seiten fand Paasche reichlich Gerbstoff in den Epidermiszellen. Schöner noch als die typische *I. variegata* ist die niederösterreichische var. *picta* Beck. gefärbt. Bei dieser sind die äußeren Perigonabschnitte noch lebhafter gelb, und die tief purpurnen Adern fließen beiderseits eines gelben Mittelstreifens zu purpurnen Flecken zusammen. — Überdies werden aber noch eine große Zahl von Farbvarietäten gezüchtet, bei denen die Streifenzeichnung von weiß bis karminrot und fast schwarz purpurn abändert. Zu diesen Gartenformen wäre auch *I. lurida* Sol. zu rechnen, deren Grundfarbe ein trübes Purpur ist, was wohl auf Hybridisation zurückzuführen ist. Sie kommt nirgends wild vor.

Zu ihrer Augenfälligkeit besitzt *I. variegata* auch einen schwachen Duft. Dafür konnte Nektarabscheidung auch von Kirchner nicht nachgewiesen werden. Auch Kurr (**107**, S. 25) fand wenig oder gar keinen Nektar. Vielleicht hängt dies mit der weiten Verwachsung von Griffelbasis und Perigonröhre zusammen. Die Blüte ist, wie Kirchner im Hohenheimer und Münchner botanischen Garten feststellte, ausgeprägt protandrisch. Kirchner konnte auch keinen Insektenbesuch feststellen und fand einen sehr geringen Fruchtansatz. Im Münchner botanischen Garten fand er 1924 nur eine Kapsel am ganzen Beet. (45, 46, 108, 144, **107**, K. Manuskript, B.)

Die Gesamtart **I. pallida** umfaßt außer *I. pallida* sensu stricto noch die ihr sehr nahe stehenden und daher von manchen Autoren nur als Varietäten geführten *I. Cengialti* und *I. illyrica*. *I. illyrica* wird häufig nur als Varietät von *I. Cengialti* geführt und umfaßt ihrerseits noch *I. Kochii* Kerner. Eigentlich spielt die *I. illyrica* die Rolle einer Übergangsform von der zwergwüchsigen *I. Cengialti* zum hochwüchsigen Typus *I. pallida*.

Charakterisiert ist die Blüte der ganzen Gruppe, die der Form nach den gewohnten *Germanica*-Habitus mit großen, aufrechten und zusammengeneigten Standarten und ebenfalls großen Hängeblättern mit gelbem Bart besitzt, abgesehen von der Anordnung in auffallend kurzen, traubig angeordneten Seitenachsen am Ende der schaftartigen Stengel, die früher besprochen wurde, durch die zur Zeit, in der die Knospen hervorbrechen, bereits ganz papierartig trockenhäutigen, an geknittertes Seidenpapier erinnernden, beim Typus silberweißen, bei *I. Cengialti* mehr fahl-bräunlichen Spathen und durch ihr helles Lavendelblau, welches meist viel heller als bei einer *Germanica*-Form ist, und bei *I. Cengialti* ein schönes Himmelblau aufweist. Allerdings variiert die Farbe auch bei dieser Art von fast weiß bis tief violett, doch sind dies nur Ausnahmen.

Die im Juni erscheinenden Blüten (Fig. 714) des Typus *I. pallida* sind in der gewöhnlichen Art protandrisch und haben einen eigenartigen, stark an die Blüte der Robinie oder mehr noch einer *Vanda tricolor* erinnernden feinen Duft, dessen Stärke stark variiert. Sie stehen einzeln oder auch zu zweien am Ende des Stengels oder der Seitenarme. Der ellipsoidische, mit sechs schwachen Furchen versehene Fruchtknoten sitzt auf einem sehr kurzen, durchschnittlich etwa 3 mm langen Blütenstielchen. Die Röhre der Blumenkrone ist nur 13 mm lang, und wie die Mittelnervregion auf der Außenseite der Perigonblätter lebhaft grün gefärbt. Die äußeren Perigonabschnitte sind breit verkehrt-eiförmig, 65 mm lang und über der Mitte an der breitesten Stelle 38—40 mm breit. Der untere rinnige Teil ist nebst einem Teile der ausgebreiteten Platte auf eine Länge von 30 mm mit einem 5 mm hohen, hellgelben Bart besetzt. An der Außenseite ist die Mittel-

nervregion nach Paasche (108) intensiv grün, mit kleinen, blauen Flecken über den längsverlaufenden Nerven. Die Randzone der Unterseite ist weißlich. Auf der Oberseite haben sie die Farbe der *Viola hirta* und mit Ausnahme des weißlichen, purpurviolett geaderten Grundes überhaupt keine Zeichnung. Die inneren Perigonteile haben etwa dieselbe Form und sind gleich gefärbt wie die äußeren. Sie sind 60 mm lang, in der Mitte 40 mm breit. Am Grunde besitzen sie einen rinnigen Nagel, der, wie der Grund der äußeren Perigonteile, weißlich mit purpurvioletter Aderung ist. Dasselbe blasse Blau zeigen auch die 40 mm langen Griffelschenkel,



Fig. 714. *Iris pallida,* A Blüte (nach einer Aufnahme Heinrichers). B Griffelast. (Nach Hegi.)

die nur einen dunkleren, aber im Farbton gleichen Rückenstreifen besitzen. Ihre Endlappen sind an der Außenkante gezähnt. Auch das Narbenläppchen, das stets vor der Anthere steht, ist gleichfarbig. Die bläulichweißen Staubfäden sind 24 mm lang, die Anthere, die durch den weißlichen Pollen weiß erscheint, ist 11 mm lang. Der Abstand der Narbe von der oberen Fläche des Bartes beträgt 10 mm, der von der Bartoberfläche bis zur Pollenfläche der Anthere 8 mm. Demnach sind zum Vollzug der Bestäubung besonders große Apiden erforderlich. Nektar wurde von Kirchner nicht vorgefunden.

Auch bei *I. pallida* studierte Singhof (144) die Nervatur. In den breiten, inneren Perigonblättern fand er 8—10 ziemlich lange, reich verzweigte Nebennerven, die von oben nach unten an Länge zunehmen, und sich ähnlich wie bei *I. hungarica* verhalten. Die äußeren Perigonblätter, die oben breit sind, gegen die Mitte schmäler werden und nach der Basis zu spitz zulaufen, besitzen parallel

zur Mittelrippe, mit der sie gleich lang sind, gegabelte Seitennerven. An diesen entspringen sechs von oben nach unten stark an Länge zunehmende Nebennerven, von denen die oberen unter annähernd gleichen Winkeln bis 40°—50° dem Rande zu gehen. Der unterste Nebennerv läuft fast bis zur Hälfte mit den Seitennerven, aus denen er kommt, parallel, ist weiter aufwärts reich verzweigt und erreicht mit seinen innersten Ästchen den oberen Blattrand. Seine sekundären Äste verhalten sich ebenso, wie die an den Seitennerven stehenden primären Nebennerven, da die oberen unter den gleichen Winkeln wie diese dem Rande zustreben, der unterste bis zur Hälfte mit ihnen parallel läuft und dann ebenfalls die Richtung der übrigen einschlägt. Von diesen sekundären Ästen gehen in gleicher Weise angeordnete tertiäre Verzweigungen aus, sodaß etwas über dem Blattgrunde eine kurze Strecke acht der Mittelrippe parallele Nerven vorhanden sind, die sich nacheinander dem Blattrande zuwenden. Anastomosen finden sich zwischen den Seitennerven und ihren primären und sekundären Verzweigungen in großer Zahl, selten dagegen zwischen Mittel- und Seitennerven.



Fig. 715. *Iris Cengialti*, Blüte. (Original K.)



Fig. 716. *Iris illyrica*. Omblaquelle bei Dubrovnik (Ragusa) (phot. Aladár Richter. Aus d. Bildersammlung des Botanischen Institutes der Universität Wien).

Die kleinere, zartere *I. Cengialti* (Fig. 715) trägt auf ihrem niedrigeren Stengel meist nur Blüten, die gewöhnlich in fast gleicher Höhe stehen. Ihre Spathablätter sind im Gegensatz zum Typus blaßbräunlich. Die Blüten, sonst dem Typus ± gleich, sind einfarbig, meist himmelblau. Die Länge der Perigonabschnitte beträgt etwa 60 bis 80 mm, ihre Breite 32 bis 50 mm. Der Bart nimmt etwa $^{2}/_{5}$ der Gesamtlänge der äußeren Abschnitte ein. Die Staubfäden sind im Gegensatz zu *I. illyrica* viel länger als die Antheren.

I. illyrica erreicht zwar nicht die Größe und Üppigkeit von *I. pallida* sensu stricto, ist aber doch bedeutend größer als die sonst ähnliche *I. Cengialti*. Ihr Stengel ist zumeist 2—5blütig, wobei die Blüten entfernt voneinander stehen, ähnlich wie beim Typus *I. pallida*. Von *I. Cengialti* unterscheidet sie sich noch dadurch, daß Staubfaden und Staubbeutel ziemlich gleich lang sind.

Alle drei Formen sind durch Übergänge untereinander verbunden und es müßte erst durch Kulturversuche festgestellt werden, inwieweit eine Trennung der drei Formen als Arten berechtigt ist. (Kerner, Manuskript, Kirchner, Manuskript, 45, 46, 108, 144.)

I. pallida ist noch darum höchst bemerkenswert, weil Heinricher, angeregt durch das an sich auch bei anderen *Iris*-Arten vorkommende[1]) Vorhandensein von Gliedern des inneren Staminalkreises an einem Exemplar im damaligen Grazer Joanneumgarten, dieses zum Ausgangspunkt einer, über den Zeitraum von 1880 bis 1927 erstreckten Vererbungsversuchsreihe machte. Wenn auch diese Versuche sich eigentlich auf rein teratologische Dinge beziehen, so bringen sie doch eine solche Fülle von ökologisch und biologisch interessanten Tatsachen zum Vorschein, daß wenigstens eine kurze Darstellung an dieser Stelle angezeigt erscheint.

Den Ausgangspunkt für Heinrichers Selektionsversuche bildete ein Stock von *Iris pallida* Lam. in der systematischen Abteilung des Grazer Joanneum-Gartens, des damaligen Botanischen Gartens. An diesem Stock waren Glieder des inneren Staminalkreises in bis zu 87 % der Blüten vorhanden, und zwar teils nur ein oder zwei Glieder, teils — und zwar in 45.8 % der Blüten — alle drei Glieder. Die Ausbildung der Glieder war eine sehr verschiedene; größtenteils waren sie nur staminodial, es kamen aber auch Blüten vor, in denen ein bis zwei Glieder als mehr oder minder vollkommene Staubblätter entwickelt waren. Besonders häufig traten sie auch in Form von Griffelästen auf. Heinricher's Ziel bei seinen Vererbungsversuchen war, eine Blüte zu erzielen, in der tatsächlich sechs vollkommene Staubblätter vorhanden sind. Es gelang ihm, von Blüten des Stammstockes, die verschieden ausgebildete Glieder des inneren Staminalkreises besaßen, durch Bestäubung mit Blütenstaub aus ähnlichen Blüten drei Kapseln zu erzielen, deren Samen die erste Vererbungsgeneration lieferten. Trotz verschiedenster Mißstände, die namentlich in schlechter Keimung, zweimaliger Übersiedlung, Engerlingfraß und „Bakteriose"[2]) gelegen waren, zeigte es sich, daß tatsächlich schon die erste Generation die Vererbung des Atavismus zeigte. Aber erst im Jahre 1899 erkannte man, wie weit diese Vererbung ging, als man daraufkam, daß die atavistischen Glieder sehr häufig verborgen im Innern der Perigonröhre scheinbar vollkommen normaler Blüten doch vorhanden waren. Was diese Entdeckung zu bedeuten hatte, zeigten die Prozentziffern von Blüten mit äußerlich sichtbaren und überhaupt vorhandenen inneren Staminalgliedern der Jahre 1894 und 1895.

	Zahl der Blüten	Prozentzahl der atavistischen Blüten mit sichtbaren inneren Staminalgliedern	Prozentzahl der atavistischen Blüten mit überhaupt vorhandenen inneren Staminalgliedern
1894 I.	87	26.4	60.88
1894 II.	308	23.0	57.3
1895 I.	152	29.6	90.7
1895 II.	453	29.1	83.6

[1]) Döll, Flora des Großh. Baden.

[2]) Ich vermute, daß es sich hier um die von *Pseudomonas Iridis* hervorgerufene Rhizomfäule handeln dürfte, die an zu nassen, kalkarmen Standorten häufig ist. Es ist mir nur nicht klar, wieso man durch die ganze Versuchsperiode ihrer nicht Herr werden konnte.

Die Ausbildung der atavistischen Glieder erwies sich als sehr verschieden. Es kamen ein, zwei oder auch alle Glieder des inneren Staminalkreises zur Entwicklung und zwar verborgen als weißliche oder grüne Warzen, Höcker oder Stifte verschiedener Größe in der Perigonröhre oder sichtbar als Staminodien, griffelartige Gebilde oder Staubblätter. Im Laufe der Kultur zeigte sich, daß schädigende Faktoren, wie die oben genannte „Bakteriose", unter der alle Versuchspflanzen sehr stark zu leiden hatten, Engerlingfraß, aber auch Nahrungsmangel, Lichtmangel usw. nicht nur eine verminderte Blütenproduktion überhaupt nach sich zogen, sondern daß zudem ein starker, oft auffallender Rückgang in der Ausbildung der atavistischen Glieder folgte, der so weit führen konnte, daß der Atavismus scheinbar ganz verschwand. Daß er jedoch latent vorhanden war, zeigte sich, sobald die Pflanze sich kräftigte; sie brachte dann sofort wieder Blüten mit atavistischen Gliedern hervor. Es zeigte sich auch, daß die ersten Blüten einer erstarkenden Pflanze, die im 2., häufiger im 3. Jahre erschienen, noch keinen Schluß auf deren Qualität zulassen, da erst die Blüten der folgenden Jahre, wenn der Stock voll erstarkt war, den tatsächlichen Grad der Vererbung erkennen ließen. Dies zeigt sich aber ganz besonders in der zweiten Vererbungsgeneration.



Fig. 717. *Iris pallida-abavia.* (Nach Heinricher.)

In dieser II. Generation zeigte sich schon in den ersten Jahren eine prozentuale Zunahme der Zahl der Blüten mit atavistischen Gliedern. Die ersten Blüten im Jahre 1888 wiesen nur ein Glied des inneren Staminalkreises auf; 1890 und 1891 erschienen schon Blüten mit zwei und drei Gliedern und dies nahm zu, bis im Jahre 1894 auf den nun stark gewordenen Pflanzen plötzlich und unerwartet eine neue Rückschlagsbildung gleich in bemerkenswerter Anzahl auftrat.

Diese unerwartete, durch außerordentliche Steigerung atavistischer Anlagen hervorgebrachte Erscheinung waren Blüten mit Bartbildung auch an den Petalen. Dabei lassen sich zwei Formen dieser von Heinricher als *I. pallida-abavia* be-

zeichneten Blütentype unterscheiden. Die *Abavia* im engeren Sinne besitzt Petalen, die den Sepalen vollkommen in der Stärke und Länge des Bartes gleichen und auch wie diese vollkommen flach ausgebreitet sind bezw. abhängen. (Fig. 717.) Die Abbildung zeigt noch eine interessante Erscheinung, nämlich zu einer Säule zusammengepreßte Griffellappen. Dies ist die Folge einer sehr häufig auftretenden Verwachsung der Filamente der wohlentwickelten sechs Staubblätter zu einer Röhre, die die Griffellappen zusammenpreßt, bis diese die Röhre sprengen. In der Abbildung ist jedoch die Röhre nicht zu sehen. Bei der häufigen anderen Form sind zwar die Bärte an den Petalen dicht, erreichen aber in der Länge nur die Hälfte jener der Sepalen. Die Petalen sind dann auch mehr oder minder aufgerichtet. Diese Blütenform bezeichnet Heinricher als *semi-abavia*. (Fig. 718.)

Gerade in diesen Kulturen II. Generation zeigt sich besonders deutlich der hemmende Einfluß der Bakteriose. Die *Abavia*-Form bleibt nach Erkrankungen ganz aus. Auch die Ausbildung der inneren Staubblätter wird seltener. Dafür treten sie häufiger in Form von Griffelästen, zumeist in verkehrter Orientierung auf, die oft noch mit Thekenrudimenten versehen sind. Oft sinken die atavistischen Glieder aber auf rudimentäre Ausbildung, wie Höcker, die in der Perigonröhre verborgen bleiben, zurück.

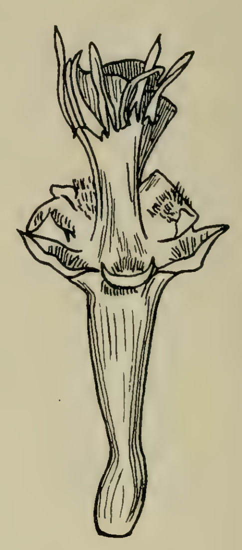


Fig. 718. *Iris pallida-semiabavia.* (Nach Heinricher.)

Überhaupt spielt das Vorhandensein oder der Mangel an Baustoffen eine große, ja entscheidende Rolle. Sprosse, die infolge reicher Ernährung viele Blüten auszubilden imstande sind, zeigen auch eine reichere Ausbildung der atavistischen Erscheinungen, und umgekehrt bleiben die atavistischen Erbanlagen an Sprossen, denen wenig Baumaterial zur Verfügung steht, oft latent. Heinricher gewinnt dabei den Eindruck, daß die meisten Baustoffe, und wohl auch spezifische Stoffe zur Ausbildung von vollentwickelten Staubblättern nötig sind. Es gibt da eine ganze Stufenleiter der Entwicklung der atavistischen Glieder. Abgesehen von den verborgen bleibenden Rudimenten treten Staminodien der verschiedensten Art auf:

manchmal fadenartig oder röhrig petaloid, dann wieder staminodial mit größerer oder geringerer Menge von Theken- und Pollenresten; dann von zwittriger Ausbildung mit Spuren von Theken und griffelartigem Anhang, allenfalls auch mit Samenanlagen. Endlich erscheinen sie karpidenartig und diese karpidenartigen Gebilde sind entweder nur durch das Griffelblatt vertreten, stehen verkehrt in der Blüte und beteiligen sich nicht am Aufbau des Fruchtknotens, oder sie können auch vollwertig als Fruchtblätter wirksam werden. Nur selten aber sind alle drei Glieder als gut entwickelte, einzeln zwischen den Griffellappen stehende Staubblätter ausgebildet. (Fig. 719). Dabei sind es auch bei dem besonders regelmäßigen Exemplar der Abbildung nur selten vollwertige, pollenerzeugende Staubblätter, meist sind sie steril, gleichen aber vollkommen normalen Staubblättern. Bemerkenswert im Hinblick auf die Iridaceen mit verwachsenen Staubfäden (*Sisyrinchium*) erscheint mir das verhältnismäßig häufige Vorkommen einer Verwachsung der Filamente — und zwar beider Kreise gemeinsam — zu einer Röhre, die die Griffelblätter umschließt. (Fig. 720.)





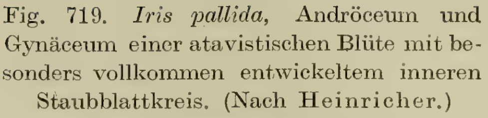


Fig. 719. *Iris pallida*, Andröceum und Gynäceum einer atavistischen Blüte mit besonders vollkommen entwickeltem inneren Staubblattkreis. (Nach Heinricher.)

Fig. 720. *Iris pallida-abavia*, Verwachsung der Filamente aller sechs Staubblätter einer atavistischen Blüte. (Nach Heinricher.)

Die Ausbildungsform scheint, wie erwähnt, von äußeren und zwar meteorologischen und Ernährungsfaktoren abhängig zu sein. Es klärt sich damit die Frage, was genotypisch, was phaenotypisch an der Vererbung ist. Als die genotypische Grundlage müssen wir die Anlage der Glieder des inneren Staubblattkreises an sich, als Phaenotypus die Art der Ausbildung als Rudiment, Staubblatt, Carpid usw. auffassen. Mitunter findet Heinricher aber keinen prinzipiellen, sondern nur einen graduellen Unterschied zwischen genotypischem Grundmerkmal und phaenotypischer Erscheinungsform und bezeichnet diese Erscheinung als „begrenzte Vererbbarkeit“ — wobei jedoch nicht ganz klar wird, wie er sich dies vorstellt.

Bemerkenswert ist die in der Regel auftretende, aber doch nicht streng gebundene Koinzidenz zwischen der Ausbildung des atavistischen Gliedes als Staubblatt und dem Auftreten des Bartes am Petalum. Sind genügend Baustoffe zur Vollentwicklung eines Staubblattes am inneren Kreis vorhanden, dann tritt bei den

Pflanzen der zweiten und weiteren Generationen regelmäßig auch die sepaloide Ausbildung der Petalen mit Bart auf.

Noch zwei Erscheinungen, die Heinricher untersuchte, verdienen besondere Beachtung: das Dedoublement von Organen, namentlich Staubblättern, und das Auftreten zygomorpher Blüten.

Das Dedoublement, eine auch bei anderen Arten sehr verbreitete Erscheinung, betrachtet Heinricher als eine durch Erbanlage bedingte Rückschlagsbildung. Er führt ihr Vorkommen auf gebündelte Organe einer Urform, ähnlich den gebündelten Staubblättern bei *Vellozia* zurück. Am seltensten tritt Verdoppelung der Anlage bei den Sepalen, häufiger schon beim Petalenkreis vor. Ungleich häufiger zeigt sich deren Erscheinung aber im Staminalkreis, in dem es häufig vorkommt, daß zwei vollkommen normale Staubblätter unter dem dazugehörigen Griffelblatt nebeneinander beiderseits der Mediane angeordnet stehen. Besonders häufig ist die Verdoppelung im atavistischen Kreis. Sie kommt aber auch im Karpidkreis vor. Hier findet man besonders häufig eine Gabelung der Griffeläste, wie sie weiter unten auch für *I. germanica* gezeigt wird. (Fig. 726.) Näher darauf einzugehen ist nicht Sache dieser Bearbeitung.

Auch die Zygomorphie der Blüte ist bei *Iris* eine häufige, auch bei anderen Arten — z. B. *I. hungarica* — beobachtete Erscheinung. Am häufigsten kommt sie dadurch zustande, daß die hinteren beiden Sepalen ihre Stellung ändern, indem der zwischen ihnen normal 120° betragende Winkel verkleinert wird. Dadurch wird die Blüte medianzygomorph, im einfachsten Falle ohne Änderung in den Zahlenverhältnissen der Blüte, höchstens wird das zwischen den zusammengerückten Sepalen liegende Petalum verkleinert; meist fällt es aber in diesem Falle bereits ganz aus. In der nächsten Stufe auf dem Wege zur Zygomorphie nähern sich auch die mit den genäherten Sepalen auf gleichen Radien stehenden Staubblätter einander, zunächst noch ohne zu verwachsen. Weiter verwachsen auch die Filamente, wobei aber anatomisch die Doppelnatur des so entstandenen einzelnen Staubblattes ohne weiteres zu erkennen ist. Oft zeigt sie sich auch durch teilweise Teilung der Anthere. Sind die Staubblätter ganz vereinigt, dann findet man auch nur mehr zwei median stehende Griffeläste resp. Karpelle. In immer fortschreitender Vereinfachung verwachsen auch die zusammengeschobenen Sepalen, können zunächst aber oben noch doppelt mit zwei Bärten sein. Schließlich werden sie ebenfalls zu einem einheitlichen Gebilde mit zwei, und endlich nur mehr einem Bart, so daß eine vollständig dimere Blüte entsteht — aber aus trimerer Anlage, weshalb Heinricher diese Dimerie, die an der medianen Stellung erkennbar ist, als „Pseudodimerie" bezeichnet, im Gegensatz zur echten Dimerie, die quer gestellt ist.

Beachtenswert ist nun, daß all die eben angeführten „Vorstufen der Pseudodimerie" fast ausnahmslos an den letzten Blühtagen des Jahres auftreten, und zwar meist an älteren, schon reichblühenden Exemplaren. Niemals wurden sie vor dem 3. bezw. 5. Jahre der Blühfähigkeit eines Individuums festgestellt. Die darauf zielenden Versuche Heinrichers ergaben — abgesehen von der sehr schlechten Keimung der aus solchen Blüten gewonnenen Samen —, daß diese Erscheinung keinesfalls vererbbar ist.

Baustoffmangel kann nach Heinrichers Ansicht nicht als die alleinige Ursache der Ausbildung von Vorstufen der Pseudodimerie betrachtet werden, obwohl ihr Auftreten an den letzten Blüten einer Blühperiode, die gewiß nicht mehr sehr reichliche Baustoffe zur Verfügung haben, dafür sprechen würde. Schon deshalb kann er aber nicht stichhaltig zur Erklärung herangezogen werden, da, wie auch tatsächlich beobachtet werden konnte, durch Materialmangel eher die ganze Blüte kleiner ausfällt. Heinricher sucht daher auch die Zygomorphie der *Iris*-Blüte als eine Auswirkung des Geotropismus zu erklären. Es soll in den jüngsten Stadien der Blütenentwicklung zu einer Verschiebung derselben kommen, die sie zur Aufnahme

des geotropischen Reizes führt und die angelegten Primordien der paarigen Sepalen nach hinten gegen das adossierte Vorblatt und die Mediane treibt.

Beachtenswert für die Biologie der *Iris*-Blüte ist die im Laufe der Vererbungsversuche Heinrichers gemachte Beobachtung, daß Autogamie bei *Iris* zwar meistens, aber nicht unbedingt versagt. Einmal gelang es Heinricher, durch Autogamie eine Kapsel mit keimfähigen Samen zu erhalten. Der Versuch gelang an einer Pflanze bei einer Vererbungskultur 5. Generation. Zwei weitere Versuche durch autogame Bestäubung bei Blüten anderer Kulturreihen Kapseln zu erhalten, ergaben keinen Erfolg. (68—75.)

Für die beiden restlichen Gesamtarten *I. sambucina* und *I. germanica* lassen sich so viele gemeinsame Charaktere feststellen, daß m. E. beide getrost zu einer Gruppe vereinigt werden könnten. Vor allem haben sämtliche hierher gehörigen Arten ein „geographisches Merkmal" gemeinsam — allerdings ein negatives, indem man von keiner einen zweifellos ursprünglichen Standort kennt, außer vielleicht von *I. benacensis*, die aber nur als Lokalrasse von *I. germanica* aufzufassen ist, so wie die im englischen Inselreich lebenden *Germanica*-Formen sich von den festländischen unterscheiden lassen. Von *I. sambucina* und *I. squalens* konnte man mit Sicherheit sagen, daß sie hybriden Ursprunges sind; für *I. germanica* und die Stammart der *I. florentina*, *I. albicans*, fehlte bislang der zweifelsfreie Nachweis. Die geringe Pollenmenge, die Seltenheit reifer Früchte, die schlechte Keimung und die Schwächlichkeit der Sämlinge von *I. germanica* ließen zwar die Bastardnatur auch dieser Form höchst wahrscheinlich erscheinen, doch waren die Stammeltern unbekannt. Die seltenen, aus *I. germanica* hervorgegangenen Sämlingspflanzen sind zwergig und zeigen stets einige Charaktere der *I. aphylla*, woraus schon Dykes (45, 46) schloß, daß *I. germanica* vielleicht ein Bastard von *I. aphylla* mit irgend einer anderen — vielleicht als Wildart schon ausgestorbenen — mediterranen *Iris* sein mochte. Nun ist durch Berckmüller sichergestellt, daß sie ein Bastard *I. aphylla*×*I. pallida* ist. Daß Dykes nicht auf die Idee kam, daß *I. pallida* beteiligt sein müßte, ist nach B. darauf zurückzuführen, daß er einesteils zu wenige Keimlinge untersucht hat, und daß er andererseits für *I. pallida* einziehende („deciduous") Blätter annahm, was aber nur für Exemplare in ungünstiger Lage gilt.

Klarer lag schon vorher die Bastardnatur bei *I. sambucina* und *I. squalens*, ist aber m. E. noch nicht so aufgeklärt, wie z. B. Dykes meint, der beide kurz als Bastarde *I. pallida*×*I. variegata* bezeichnet. Meines Erachtens muß man, wenn auch vielleicht nicht für *I. squalens*, so doch bestimmt bei *I. sambucina*, vorsichtiger mit dieser Deutung sein. Ich denke, die dunkle Färbung, der weißliche Bart und vor allem auch die oft unter der Mitte erfolgende Verzweigung des Stengels weisen sehr stark auf *I. aphylla* hin. Es wäre eine sehr dankenswerte Aufgabe, durch systematische Kreuzungsversuche diesen Fragen näherzukommen.

In Bezug auf die Blüte sind die folgenden Arten prinzipiell sehr gleichartig, wenn auch die Verschiedenartigkeiten eine getrennte Besprechung notwendig machen. Soweit ich beobachten konnte, ist der Aufblühvorgang bei allen Arten ganz gleichartig. Gegen Abend erkennt man bereits am Anschwellen die Knospen, die im Begriffe sind zu erblühen. Das Aufblühen erfolgt fast ausnahmslos um Mitternacht. Bis zu diesem Zeitpunkt schwillt die Knospe in ihrem oberen, vom breiten Teil der äußeren Perigonblätter gebildeten Teil mehr und mehr an, indem sich diese mehr und mehr aufrollen. Schließlich ist die Spannung, die vom verschmälerten Teil der Perigonblätter ausgeht, stärker als die Reibung, die die noch immer übereinander gewickelten äußeren Perigonblätter gegeneinander ausüben, und mit einem plötzlichen Ruck lösen sie sich von einander und stehen nun schräg auseinander. (Fig. 721.) Die inneren Perigonblätter bleiben noch mit den Spitzen übereinandergewickelt und hindern die Griffeläste, sich auszubreiten. In dieser Lage verbleibt die Blüte einige, oft 10 und mehr Minuten, wobei nur der Winkel, den

sie gegeneinander einschließen, etwas größer wird. Dann legen sich die äußeren Perigonblätter in langsamer Bewegung allmählich zunächst etwa horizontal und dann noch in die normale abwärts gerichtete Lage. Die Bewegung dauert bei jedem Perigonabschnitt etwa 5 Sekunden. Jedesmal wenn ein Abschnitt sich heruntergebogen hat, vergehen mehrere Minuten, bevor der nächste die Bewegung ausführt. Die endgültige Stellung erhalten sie aber erst im Laufe der nächsten Stunden. Zunächst bleiben auch noch die Standarten dicht aneinander, bezw. an der Spitze



Fig. 721. *Iris germanica* im ersten Stadium des Erblühens. (Original B.)

Fig. 722. *Iris sambucina* im weiteren Verlauf des Erblühens. Die äußeren Perigonblätter haben noch nicht die endgültige Lage, die Standarten sind noch in engem Verbande. (Original B.)

umeinander gewickelt, wodurch die Griffeläste erst allmählich, indem die Standarten auseinander weichen, ihre normale Stellung einnehmen können. (Fig. 722.) All diese letzten Bewegungen gehen so langsam, in kleinen Rucken, vor sich, daß man kaum sagen kann, in welchem Augenblick die Blüte voll erblüht ist. Der Narbenlappen bleibt den Endlappen des Griffelastes noch angepreßt; die Blüte ist also protandrisch.

Iris sambucina bringt Ende Mai und im Juni auf vielblütigem, oft schon unter der Mitte stark verzweigtem, die Blätter überragendem Stengel ihre tatsächlich sehr

ähnlich dem schwarzen Holunder (*Sambucus nigra*) duftenden Blüten. Die unteren Verzweigungen des Stengels sind etwas länger als die oberen, aber nach Kerner (Manuskript) nicht länger als die Bracteen. Die auf kurzen Stielchen stehenden Blüten werden meist von drei Spathablättern gestützt, die so lang sind, daß sie die Perigonröhre ganz einschließen. Die Spathablätter sind etwas aufgeblasen, krautig-grün und zur Blütezeit nur im obersten Viertel oder Drittel trockenhäutig. Dieser kurze, trockenhäutige Rand kann m. E. noch durchaus nicht eine Abstammung von *I. pallida* beweisen, der die meist dunkler violette Färbung der Blüte allein schon zu widersprechen scheint.

Der Fruchtknoten zeigt sechs Furchen und ist 13 mm lang, also kürzer als die 20—22 mm lange, dreiseitig rundliche und mit sechs schmalen Furchen versehene Perianthröhre. Die äußeren Perigonblätter sind in ihrem vorderen Teil herabgeschlagen, länglich-verkehrt-eiförmig, etwa 66 mm lang und 36 mm breit. Im Verlauf ihrer Nervatur schließen sie sich nach Singhof (144) denen der *I. variegata* an. Ihre Mittelnervregion der Innenseite besitzt weiße, die Randzone schwach gelbliche Grundfarbe. In den Arealen zwischen den Nerven finden sich keine Farbflecke. Die Mittelnerven werden von bläulichvioletten, die zum Rande verlaufenden Nebennerven von rötlichvioletten Streifen begleitet. Die weiße Grundfarbe des vorderen breiten Blatteiles wird bald verdeckt durch die immer breiter werdenden und schließlich zusammenfließenden dunkelvioletten Streifen, die die Nerven begleiten. Dadurch entsteht unmittelbar vor dem Schlund der Teilblüten ein gewissermaßen weiß gestreiftes, auffälliges Saftmal. Der vordere Teil kann aber auch ganz dunkelviolett mit violetten und braunvioletten Adern und gegen den Rand zu mit helleren und dunkleren Streifen sein. Auf der Außenseite ist die Mittelnervregion grün gefärbt und zeigt über und zwischen den Nerven kleine rotviolette Flecken. Die obere breite Fläche ist trüb weiß gefärbt und nur am Rand schwach blau. In der oberen wie in der unteren Epidermis fand Paasche (108) reichlich Gerbstoff und zwar am meisten in der Mittelnervregion. Der untere Teil trägt den etwa 33 mm langen, 4 mm hohen, vor der durch den Griffelschenkel gebildeten Oberlippe nicht vorragenden Bart. Dieser besteht aus zarten, seidig glänzenden, an der Basis weißlichen, in der Mitte goldgelben und an der Spitze braunen Haaren. Die dunkeln Haarspitzchen weisen deutlich auf *I. variegata* hin!

Die inneren Perianthabschnitte neigen helmförmig zusammen. Daher liegt die Hauptkrümmung etwa in der Mitte, während der ober der Mitte liegende Teil wieder gerade, ja gegen die Spitze sogar etwas nach außen gebogen ist. Dadurch ist die von ihnen gebildete Krone nicht rundlich wie bei *I. pallida*, sondern, namentlich im jüngeren Stadium, ausgesprochen spitzig. Erst längere Zeit nach Beginn der Anthese klaffen die Spitzen weiter auseinander (Fig. 722, 723). Sie sind verkehrt-eiförmig, am Grunde ziemlich plötzlich in einen tief rinnigen, stielartigen Nagel zusammengezogen, an der Spitze deutlich ausgerandet. Sie sind etwa so lang wie die äußeren Abschnitte und, an der breitesten Stelle gemessen, bis 36 mm breit. Ihre Farbe ist ein eigentümliches Gemisch von Bräunlichgelb und Violett. Am Nagel sind sie bloß gelblich mit purpurbraunen Punkten und Strichen, gegen die Mitte gelblich braunviolett und nach der Spitze hin mehr trüb-violett oder schmutzig-grauviolett. Manchmal ist diese Kombination violett-goldgelb so eigenartig, daß die Blätter violett und wie mit einem feinen Bronzehauch überdeckt sind, namentlich im Sonnenschein. Der Griffel ist mit der Perigonröhre so weit verwachsen, daß nur sein oberes Ende in einer Länge von ca. 6 mm frei ist. Seine Schenkel sind etwas gekielt, 36 mm lang, 16 mm breit und am Ende in zwei 10—12 mm lange, eiförmige, mehr nach vorne als nach oben gerichtete, im Gegensatz zu *I. squalens* meist mehr zusammenstoßende, außen gezähnten Endlappen gespalten; sie reichen ebensoweit wie der Bart nach vorne. Auch die Griffeläste sind nur in der Mittelnervregion hell bläulich und gegen die Ränder schmutzig hellgelblich gefärbt. Die

weißen Filamente sind gleich lang wie die Antheren, die ebenfalls weißen Pollen enthalten, der von ihnen in einer Höhe von etwa 5 mm oberhalb des Bartes der äußeren Perigonabschnitte dargeboten wird.

Kurr (**107**) fand in den Blüten ebensowenig Nektar wie in denen von *I. variegata*, und Kirchner (Manuskript) bestätigt diesen Befund.

Beachtenswert ist die Seltenheit eines Fruchtansatzes. Nach Kirchner setzten sie im Münchner botanischen Garten im Beobachtungsjahr 1929 gar keine Früchte an, und auch ich konnte weder in Graz noch in Wien jemals Früchte dieser Art beobachten (K., Manuskript, Kerner, Manuskript, **107**, 45, 46, 108, 144. B.).



Fig. 723. *Iris sambucina.* Voll erblüht im männlichen Stadium, Eingang in einen der Blütenabschnitte. (Original K.)



Fig. 724. *Iris squalens*, Griffelast. (Nach Hegi.)

I. squalens ist der Leitart der Gruppe *I. sambucina* sehr ähnlich, aber doch selbst im Wuchs insoweit verschieden, als ihr Stengel meist nur oben, höchstens von der Mitte an verzweigt ist und auch meist höher, bis zu 1 m, hoch wird.

Die Hochblätter der im Juni erscheinenden Blüten sind stumpf. Die Blüten sind auch in der Bestäubungseinrichtung denen von *I. sambucina* sehr ähnlich. Sie haben einen eigentümlichen, etwas holunderähnlichen Duft und sind, wie bei voriger Art, protandrisch. Die Perigonröhre ist 22 mm lang. Die äußeren Perigonabschnitte sind aus keilförmigem Grunde verkehrt-eiförmig, etwa 80 mm lang, im vorderen, herabhängenden Abschnitt 40 mm breit. Auf der Oberseite sind sie im oberen (vorderen) Teil dunkelviolett mit weißen Punkten und Streifen, die rückwärtige Hälfte zeigt auf weißem, weiter rückwärts gelbem Grunde schmutzigviolette Adern. Nach Paasche (108) rührt diese streckenweise Blaufärbung der Nerven von Anthocyan in den Epidermiszellen her, das am intensivsten die Zellen unmittelbar über den Nerven färbt. Auf der Unterseite ist die Region der Mittelnerven bis zur Blatthälfte hinauf grün, mit violetten Flecken zwischen den Nerven; der vordere Blattabschnitt ist auf der Unterseite glänzend grünlichweiß. Der Bart ist orangegelb. Die Standarten sind etwa 75 mm lang und an der breitesten Stelle 44 mm breit, zungenförmig-verkehrt-eiförmig, etwas kraus und ebenfalls ziemlich plötzlich in den Nagel verschmälert. An der Spitze sind sie gar nicht oder nur seicht ausgerandet. Ihre Farbe ist ein schmutziges hellgelb, gegen den Blattgrund mit schmutzig-violetter Aderzeichnung. Der Griffel ist in seinem unteren Teil so weit

mit der Perigonröhre verwachsen, daß die sechs Nektarkanäle nur ungefähr 10 mm lang sind. Die Griffelschenkel sind 45 mm lang. Die Endlappen sind eiförmig, außen schwach gezähnelt, und spreizen schon von unten an weit auseinander. (Fig. 724.) Das kurze, sichelförmige, weißliche Narbenläppchen ist viel schmäler als der nach oben zu breiter werdende Griffelast; es befindet sich ungefähr 6 mm vor der Spitze der Anthere, und ist am Anfang der Anthese ganz an die Unterseite des Griffelblattes angepreßt. Erst später krümmt es sich nach abwärts und bietet seine papillöse Naıbenfläche einfahrenden Insekten dar. Die Staubblätter sind ganz weiß, die Filamente sind 17 mm, die Antheren nur 9 mm lang; sie befinden sich dicht über dem Barte. Spontane Selbstbestäubung kann zufolge des Blütenbaues nicht eintreten. Kirchner (Manuskript) beobachtete auch keinen Insektenbesuch. (K., Manuskript, 108.)

In der Gesamtart *I. germanica* lassen sich streng zwei Untergruppen trennen: *I. germanica* selbst, mit ihrer Unterart *I. benacensis*, und die *Albicans*-Gruppe, von der uns nur *I. florentina* zu beschäftigen hat.

Bei **I. germanica** sensu stricto ist sehr auffallend und auch bezeichnend für ihre südliche Herkunft, daß nach Dykes (45) die im Mai und Juni erscheinenden Blüten bezw. der ganze Blütenstand durch Frost zerstört werden können, noch ehe sie aus den Laubblättern hervorkommen. Dagegen kann *I. germanica* in milden Klimaten, wie z. B. in Kalifornien das ganze Jahr wachsen und blühen. Blüten erscheinen dann zu ganz ungewöhnlicher Zeit, das ganze Jahr über. Die terminale Spatha ist zweiblütig. Die Spathablätter sind in der oberen Hälfte zur Blütezeit häutig-trocken, meist quer gerunzelt. Der untere Teil ist krautig, an der Basis mehr oder weniger purpurn überlaufen. Die im ganzen violetten Blüten sind sehr groß und ansehnlich und besitzen überdies einen süßen Wohlgeruch und Nektar. Auf dem fast sitzenden, von den Hochblättern ganz verhüllten Fruchtknoten erhebt sich die Blütenhülle, deren Röhre 22 mm lang und 4 mm dick ist. Die äußeren Perianthabschnitte sind ungefähr 75 mm lang, breit verkehrt-eiförmig, mit ihrem vorderen, ungefähr 35 mm breiten Teil abwärts und gewöhnlich noch etwas zurückgebogen. Sie tragen am unteren, schmalen Blattdrittel einen orangegelben Bart. Wie bei *I. sibirica* ist nach Paasche (108) der untere schmale Teil der äußeren Perigonabschnitte an der Mittelnervregion innen weiß, an der Randzone gelblich. Mit dem Breiterwerden des Blattes erfolgt ein allmählicher Übergang von Weiß zu Blau. Der Saum des Blattes ist heller blau, fast violett. Über dem Bart liegt das Maximum der diffusen Blaufärbung der breiten Blattfläche. Von hier nimmt sie nach dem Rande und der Spitze hin wieder ab. Die Mittelnerven sind im unteren, schmalen Blattdrittel rotbraun, werden allmählich blau und treten als scharf begrenzte, dunkelblaue Linien auch auf der blauen Blattfläche deutlich hervor. Die Nervatur der Randzone im schmalen Teil ist rotbraun. Die Färbung der Außenseite ist im allgemeinen dieselbe wie die der Innenseite. Doch ist die Randzone im unteren schmalen Drittel nicht gelblich, sondern weißlich und geht erst allmählich in blau über. Die Mittelnervregion ist zunächst grün, im vorderen Teil diffus blau. Zwischen den längs verlaufenden Nerven treten zahlreiche, dunkler rotviolette Flecken auf. Die Epidermiszellen sind in der Mittelregion rotviolett, gegen die Blattränder hin mehr blau gefärbt. Der Gerbstoffgehalt ist, namentlich in den beiden Epidermen, im ganzen viel reichlicher als bei *I. sibirica*. Er nimmt von der Mitte zum Rand hin ab. Die Farbe, namentlich die Grundfarbe, variiert jedoch sehr stark und ist wohl öfter violett als blau. So findet Kirchner (Manuskript) die abwärts gebogene Platte dunkelviolett, die untere Hälfte weißlich mit dunkelblauen Adern. Die Standarten sind heller violett bezw. heller blau gefärbt, an ihrem plötzlich nagelartig verschmälerten Grunde schmutzig weißlich mit dunkler Aderzeichnung. Im verbreiterten Teil sind sie rundlich-verkehrt-eiförmig, etwas kraus. Sie sind ungefähr 65 mm lang und neigen in ziemlich gleichmäßig gerundetem Bogen helmartig zusammen. (Fig. 725.) Der Griffel ist auch bei dieser

Art so weit mit der Innenwand der Perigonröhre verwachsen, daß neben seinem freien Teil nur mehr 6 mm lange, nektarführende Kanäle entstehen. Die Griffelschenkel sind hellblau, 45 mm lang und 15 mm breit, und spalten sich am Ende in zwei voneinander abstehende, am äußeren Rand gezähnte Griffel von 12 mm Länge. Unmittelbar vor der Spaltungsstelle tragen sie an der Unterseite das schmal sichelförmige, ziemlich die ganze Breite einnehmende Narbenläppchen, welches in jüngeren Blüten dem Griffelschenkel angedrückt ist und erst später sich herabbiegt und seine papillöse Fläche den Besuchern entgegenstellt. Die Staubbeutel und Staubfäden sind nach Ascherson und Graebner etwa gleich lang, nach Kirchner (Manuskript) sind aber die weißen Filamente 16 mm, die ebenfalls weißen

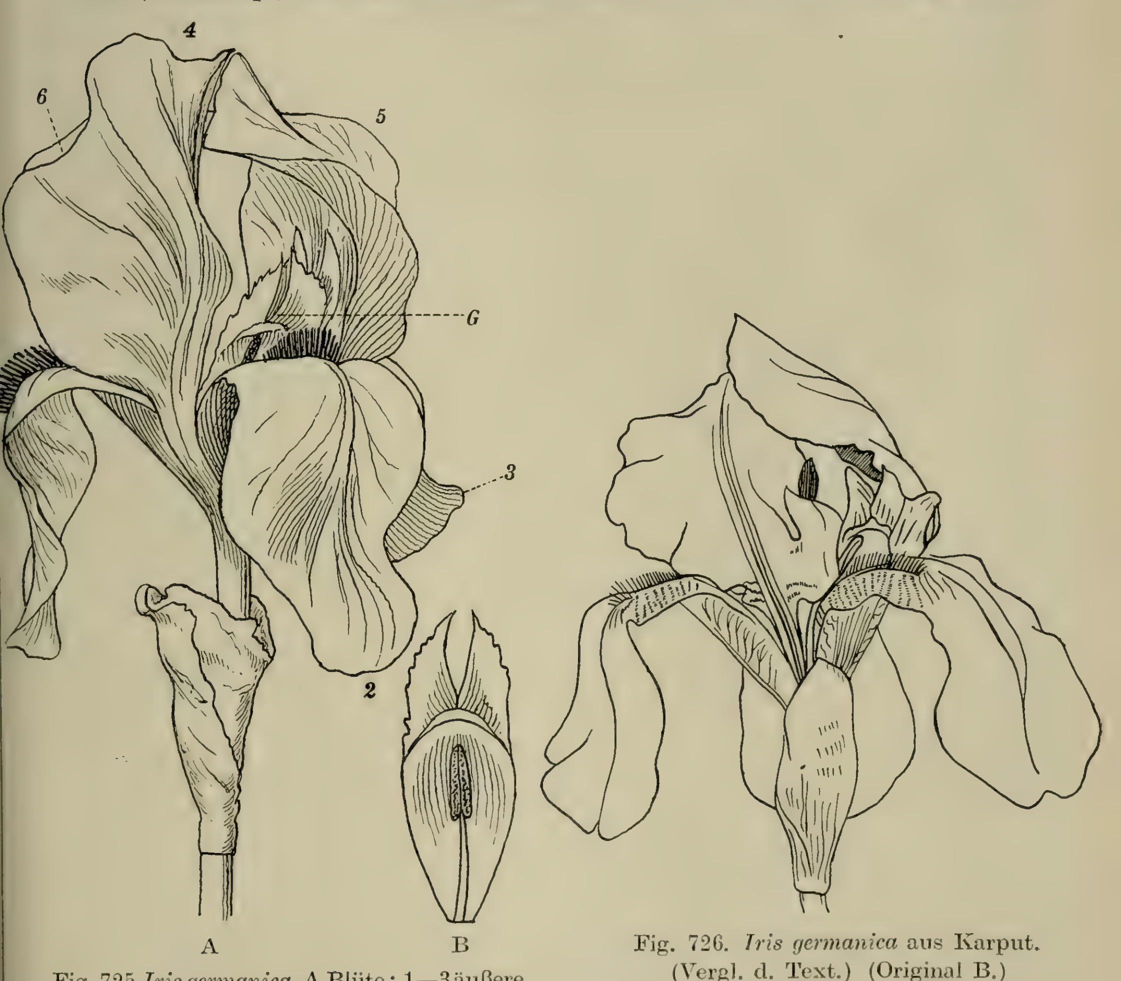


Fig. 725. *Iris germanica*, A Blüte: 1—3 äußere, 4—6 innere Perigonabschnitte, G Griffelast. B Griffelast und Staubblatt. (Original K.)

Fig. 726. *Iris germanica* aus Karput. (Vergl. d. Text.) (Original B.)

Antheren im geöffneten Zustand 9 mm lang. Dieser Unterschied mag damit zusammenhängen, daß die Anthere nach dem Aufspringen stark verkürzt wird. Die Antheren stehen mit der geschlossenen Rückseite dem Griffelschenkel dicht angeschmiegt, unmittelbar hinter dem Narbenläppchen und springen bereits in der sich öffnenden Blüte auf der Unterseite auf und sind hier mit weißem Pollen bedeckt.

Es mag von Interesse sein, an dieser Stelle auch eine *I. germanica* zu beschreiben, die J. P. Baker „wild" — aber an der Stätte uralter Kulturen bei Karput (am Oberlauf des Murat, Kurdistan) auffand[1]). (Fig. 726.) Diese Pflanze ist hochwüchsig, aber im Stengel schwach, so daß die Stengel nicht aufrecht stehen, sondern mehr oder weniger liegen. Die Blüten sind größer als bei unserer *I. germanica* und fallen vielleicht am meisten dadurch auf, daß die äußeren Perigonblätter verhältnismäßig lang und schmal und oft nicht einmal bis zur Lotrechten abwärts gebogen sind. Dadurch sieht die Blüte lockerer und breiter aus als bei unseren Formen und erinnert noch etwas mehr an *I. aphylla*. Weiter unterscheidet sich diese kurdische Form noch durch eine auffallend kurze Perigonröhre, derzufolge die Spatha bis beträchtlich über die Stelle ragt, an der die Perigonabschnitte beginnen. Die Blüte duftet wie Holunder (*Sambucus nigra*). Wie bei unseren Formen ist die Blüte ausgeprägt protandrisch. Die Perigonröhre ist grün, ebenso ist der schmale aufgerichtete Teil der äußeren Perigonabschnitte außen mehr oder weniger grün und zeigt eine bräunliche Streifenzeichnung längs der Adern. Auf der Oberseite sind die äußeren Perigonabschnitte am breiten Endteil tief violett, sammetartig, gegen den Rand zu heller, in der Nähe des Bartes mit weißer Streifenzeichnung, im Schlund gelblich mit violetter Aderzeichnung. Der Bart ist vorne weiß mit gelben Haarspitzen, weiter rückwärts mehr oder weniger ganz zitronengelb. Die Standarten sind dunkel rötlich-kobaltblau, gegen die plötzliche Verengerung zum Nagel gelblich und violett getigert wie die äußeren Perigonabschnitte im rückwärtigen Teil. Die Narbenäste sind in der Farbe den Standarten ähnlich, besitzen aber einen dunkleren Rückenstreifen und werden gegen den Rand zu heller. An einer Blüte dieser kurdischen *I. germanica* fand ich Dedoublement eines Griffelastes. (Fig. 727.) Dieser spaltete sich schon nahe der Teilungsstelle des Griffels in zwei auseinanderstehende Äste, bei denen die innere Seite schwächer entwickelt war. Der Fruchtknoten selbst war aber vollkommen normal und ebenso waren die übrigen Blütenteile in der normalen Anzahl vorhanden. Das zum dedoublierten Griffelast gehörige Staubblatt stand an seiner normalen Stelle, infolgedessen in der symmetralen Mitte unter der Spalte zwischen den beiden zusammengehörigen Griffelschenkeln. (B.)

Wie schon oben erwähnt, ist die Blüte der *I. germanica* protandrisch. Aber auch im späteren Zustand wird Autogamie in der bereits bekannten Weise vermieden, daß besuchende Insekten, wenn sie sich nach dem Saugen aus der Blüte zurückziehen, rückwärts herauskriechen und dabei das Narbenläppchen von hinten her gegen den Griffelschenkel heraufdrücken, ohne mit seiner papillösen Oberseite in Berührung zu kommen. Da die Griffeläste etwa 10 mm oberhalb der zugehörigen Unterlippe stehen, sind nur größere Apiden geeignet, beim Besuch die Geschlechtsorgane zu berühren und dabei Fremdbestäubung oder — mit Pollen eines anderen Staubblattes derselben Blüte — Selbstbestäubung zu vollziehen. Spontane Selbstbestäubung ist verhindert. Als wirksame Bestäuber wurden Hummelarten und *Xylocopa violacea* beobachtet. Honigbienen sind zu klein, um — selbst vom Barte aus — mit dem Rücken bis zu den Bestäubungsorganen zu reichen. Sprengel (174) will sogar die Beobachtung gemacht haben, daß der Nektar für sie ein schnell tötendes Gift sei. Er fand eine tote Biene in dem Raum zwischen dem Griffelblatt und dem darunterliegenden Kronblatt und zwar in einer solchen Stellung, welche zu erkennen gab, daß sie vom Saft genossen hatte und im Begriff gewesen war, aus der Blüte herauszukriechen. Eine spätere Bestätigung dieser Giftwirkung liegt nicht vor und wird auch von keiner anderen *Iris*-Art gemeldet. Übrigens fand Kirchner in zwei Beobachtungsjahren überhaupt keinen Nektar. (174, 32, 119, 45, 46, K. B.)

---

[1]) Ich verdanke auch die Bekanntschaft mit dieser *Iris*, wie so vieles andere, dem botanischen Garten des Herrn Dr. Fritz Lemperg, Hatzendorf in Oststeiermark, und kann hier nur meinen mehrfach ausgesprochenen Dank wiederholen.

Die kleinere *I. benacensis* (Fig. 728), eigentlich nur eine Rasse der *I. germanica*, hat nur einen 30—35 cm hohen Stengel und meist nur einen dreiblütigen Blütenstand, wobei die dritte Blüte etwas entfernt ist. Sie riecht wie *I. germanica*. Die Spathablätter sind nicht aufgeblasen, am Rücken gekielt und meist purpurn überlaufen. Der Fruchtknoten ist rundlich dreikantig und zeigt an den Septen und in der Mitte der Fächer je eine Längsfurche, sodaß er deutlich sechsfurchig ist. Die auffallend lange Perigonröhre ist nicht gefurcht, sondern glatt rundlich. Sie zeigt 3 grünliche und 3 blaßviolette Längsstreifen. Die grünlichen enden in die äußeren Perigonabschnitte; sie sind etwas breiter als die violett tingierten, welche in die inneren Perigonabschnitte endigen. Die grünlichen Streifen zeigen eine sehr schwache, eingedrückte Längslinie, die an den violetten Längsstreifen nicht zu sehen ist. Nur entsprechend den grünen Längsstreifen zeigt die Perigonröhre eine ganz geringe stärkere Wölbung. Auf den äußeren Perigonabschnitten sind die braunvioletten Adern des schmalen Teiles auf weißem Grunde; dem Rande zu sind sie aber wie zerflossen. Die inneren Perigonabschnitte und die Zipfel der Griffeläste sind trüb hellblau. (Kerner, Manuskript.)

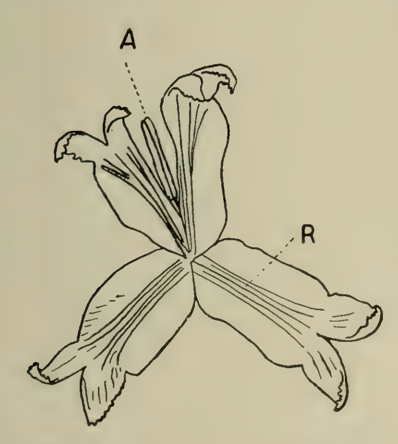


Fig. 727. *Iris germanica* aus Karput; Dedoublement eines Griffelastes. R = Rückenstreifen. A = Anthere des zum dedoublierten Griffelaste gehörigen Abschnittes. (Original B.)



Fig. 728. *Iris benacensis*, Blüte. (Nach Kerners Original, K.)

Die Blüten der **I. florentina** (Fig. 729) entwickeln sich im Mai und Juni. Sie sind in Bau und Bestäubungseinrichtung denen der *I. germanica* sehr ähnlich, aber ganz besonders groß, was nach I. Haeckel (64) zur Folge hat, daß die Spatha einblütig bleiben muß. Nach Kirchner (Manuskript) haben sie „den *Iris*-Duft". Ich fand ihn holunderähnlich. Zur Blütezeit sind die Spathablätter schon zum größten Teil trockenhäutig und hellocker gefärbt. Ich fand sie aber ungleich lang, so daß das äußere Blatt nur eben den Fruchtknoten einhüllte, während das innere Blatt noch etwa die halbe Länge der Perigonröhre erreichte, jedoch ohne

sie einzuhüllen. Der grüne Fruchtknoten steht auf einem etwa 5 mm langen Stiel. Er ist etwa 20 mm lang und rundlich-dreikantig. Die hellgelbgrüne Perigonröhre ist reichlich 30 (bis 40) mm lang und in der Mitte 6 mm dick; sie nimmt allmählich gleichmäßig von der Basis nach oben an Dicke zu und ist am oberen Ende noch etwas erweitert. Die äußeren Perigonabschnitte sind 90 (—100) mm lang, vom oberen ungefähr 40 mm breiten Ende allmählich bis zu der 8 mm breiten Basis verschmälert. Der untere Teil ist von der Basis an auf etwa 40 mm Länge gebärtet. Der Bart besteht aus 6 mm langen Haaren. Kirchner fand die Barthaare am Grunde weiß, auf den Spitzen orangegelb. Ich beobachtete eine Form mit vorne fast weißem,

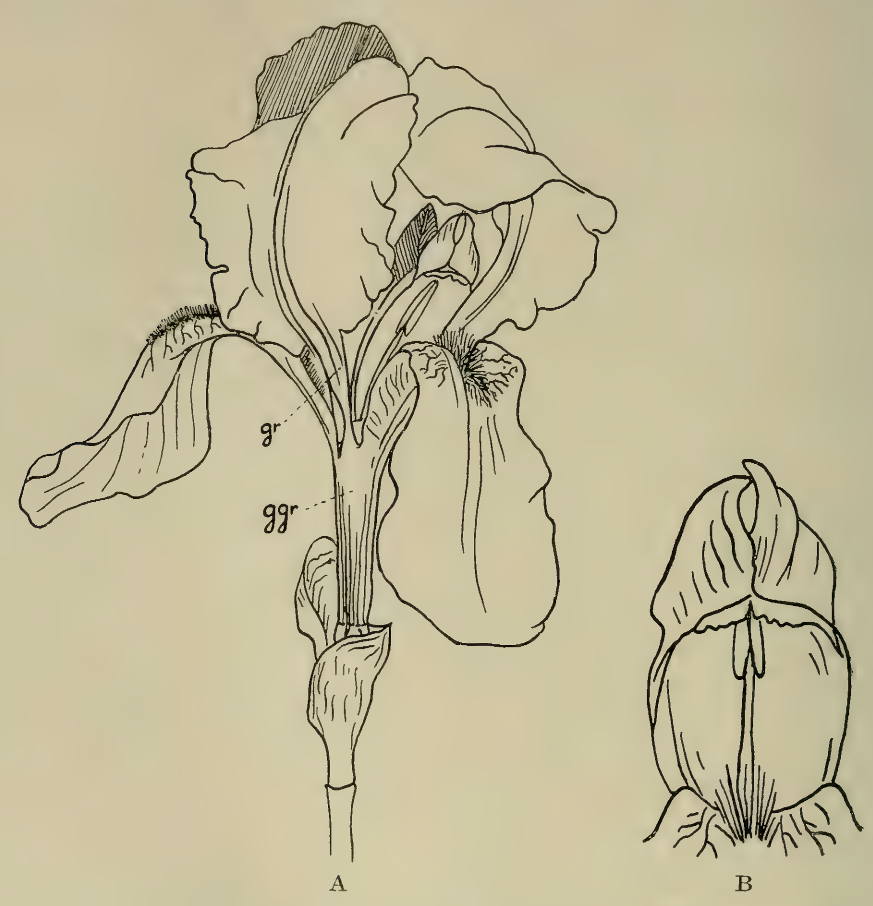


Fig. 729. *Iris florentina*, A Blüte, B Griffelast und Staubblatt, gr. = grün, ggr. = gelbgrün. (Original B.)

im Schlund dottergelbem Bart. Die inneren Perigonblätter sind länglich-verkehrt-eiförmig, etwas kraus und am Grunde plötzlich in einen tief rinnig zusammengebogenen, etwa 15—20 mm langen Nagel verengt. Schon vom oberen Ende des Nagels an sind sie in bis zur Spitze zunehmend scharfer Krümmung zu einer Krone zusammengeneigt. Sie sind etwa 85—90 mm lang und ungefähr 40—50 mm breit. Die Farbe des Perianths ist weiß, mehr oder minder hellblau überhaucht. Besonders oberhalb des Bartes sind die äußeren Perigonabschnitte oft bläulich weiß und dann mit zarten hellblauen Adern geziert; weiter unten sind sie dann weiß und gegen den Rand zu hellgelb mit hellblauer Aderung. Bei weniger bläulichen Formen ist die

Aderung vor dem Schlund grünlichgelb, weiter unten grün, die Region der Mittelrippe außen gelbgrün wie die Perigonröhre. Die Standarten sind weiß, am Grunde hellgelblich mit hellbraunen Adern, oder hellgrün ohne Aderzeichnung. Der grünlichweiße Griffel ist 26 mm lang, wovon aber die unteren 20 mm mit der Innenwand der Perianthröhre zusammengewachsen sind. Die Griffeläste sind, mit Einschluß der 10 (—15) mm langen, aufgebogenen Endzipfel 56 (—60) mm lang, 24 (—30) mm breit und stehen etwa 10—15 mm über den äußeren Perigonabschnitten, auf die sie sich mit ihrem Vorderende manchmal noch herabneigen. Sie sind stumpf gekielt, bläulich-weiß, besonders am Kiel hellblau überlaufen, nur an den Rändern weiß. Die Endzipfel stehen dicht aneinander und sind mit ihren etwas gezähnten Außenrändern nach rückwärts gerollt. (Fig. 729 b.) Das Narbenläppchen ist quer etwa 12 mm breit, aber sehr kurz, am Rande etwas gezähnelt. Die bläulichweißen Staubfäden sind 15 mm, die weißen Antheren 18 mm lang; ihre Spitze reicht bis dicht an das Narbenläppchen.

Die Blüte ist protandrisch. Kirchner konnte auch hier keinen Nektar finden. Die Dimensionen der Blüte sind so groß, daß nur sehr große Apiden als zugehörige Bestäuber in Frage kommen. Delpino (32) beobachtete auch tatsächlich *Bombus*-Arten und *Xylocopa* als Besucher. Fruchtansatz ist aber — wenigstens in Mitteleuropa — sehr selten. (32, 64, 108, 144. K., Manuskript. B.)

Die **Frucht** ist bei allen Arten eine Kapsel von ziemlich bedeutender Größe. Von allen anderen Arten stark abweichend ist sie bei *I. pumila* gebaut. (Fig. 730.) Diese Art hat eine 4—6 cm lange, eiförmige, leicht dreikantig abgeplattete, spitzige Kapsel mit vorspringenden Leisten an den Septen wie am Rücken der Fächer. An der Spitze zeigt sie meist noch einen vertrockneten Rest der Blumenkrone. Durch das schon oben erwähnte Auseinanderweichen der Scheidewände des Fruchtknotens ist auch die Kapsel im unteren Teil einfächerig, was sonst bei keiner der besprochenen Arten der Fall ist. Im Gegensatz zu den anderen *Pogoniris*-Arten öffnet sich diese Kapsel an der Spitze mit drei schlitzförmigen Spalten. Das kurze Stielchen der Blüte erfährt bei der Reife nur eine geringe Verlängerung, so daß die Kapsel im Schopfe der Laubblätter steckt. (B.)



Fig. 730. *Iris pumila*, Frucht vor der Reife. (Original B.)

Alle anderen Arten folgen im Bau dem Kapseltypus, der hier an der Frucht von *I. germanica* erläutert werden soll. (Fig. 731.) Bei dieser ist die große, etwa 5 cm lange und 2 cm dicke Kapsel verkehrt oblong-eiförmig. In der Mittellinie der Kapselfächer, längs derer später das Aufspringen erfolgt, ist deutlich eine Naht zu erkennen, während an den Scheidewänden, an deren Fläche sie etwas abgeplattet ist, keine Naht zu erkennen ist, sondern höchstens eine leichte Einsenkungsrinne. Das obere Ende zeigt ein leicht vorspringendes, gerundetes Spitzchen. Der Blütenstiel hat sich während des Ausreifens etwas gestreckt, so daß er nun etwa 1 cm lang ist und aus den zerfetzten trockenen Resten der Spatha hervorsieht. Das Aufspringen der Kapsel erfolgt längs der Naht am Rücken der Kapselfächer. An dieser Stelle zeigt sich eine nach innen vorspringende Kante. Es beginnt an der Spitze, wobei sich die Teile der Kapselwand, die frei werden, stark nach außen krümmen. Dadurch werden die drei Kapselabschnitte auch am mittleren Teil, der an die Scheidewände anschließt, nach außen gebogen, so daß die offene Kapsel zunächst kelchförmig

wird. Die verwachsenen Innenkanten der Scheidewände reißen dabei vom dünneren Teil ab und bleiben in der Mitte der Kapsel als ziemlich spitze, starre Säule stehen. Bei Erschütterung des nunmehr trockenen und elastischen Stengels können also zunächst die obersten Samen ausgeschleudert werden. Ganz allmählich reißt die Kapsel weiter herunter auf, wobei sich die drei Abschnitte immer mehr auseinanderbiegen und immer tiefer liegende Samen zur Ausstreuung gelangen. Bis ganz an die Basis springt die holzig harte Kapsel jedoch, soviel ich beobachten konnte, niemals auf. Zu bemerken wäre noch, daß es bei *I. germanica* überhaupt selten nur zur Ausbildung reifer Kapseln kommt. (B.)

Die Kapseln der anderen besprochenen Arten sind der von *I. germanica* sehr ähnlich. Die langgestreckt walzenförmige Kapsel von *I. pallida* (Fig. 732) und die kurz walzenförmige der *I. aphylla* zeigen auch an den Scheidewänden außen ± deutlich eine Naht. Bei *I. pallida* ist im Gegensatz zu *I. aphylla* und *germanica* der Kapselquerschnitt ganz kreisförmig. *I. aphylla* und ihre Abkömmlinge zeigen dagegen 6 tiefe Furchen. Auch fehlt ihnen, im Gegensatz zu *I. pallida*, die Abplattung des Kapselendes.

Samen. Im Gegensatz zu den Samen der *Apogon*-Arten, bei denen jede Art ihr charakteristisches Gepräge auch im Bau des Samens zeigt, sind die anatomischen Art-Unterschiede bei den *Pogoniris*-Samen verschwommen. Es gibt nach Nagy (106) viele gemeinsame Züge. Aus diesem Grunde sind die Unterschiede der einzelnen Arten meist nur



Fig. 731. *Iris germanica*, Frucht. A vor, B nach dem Aufspringen. (Original B.)

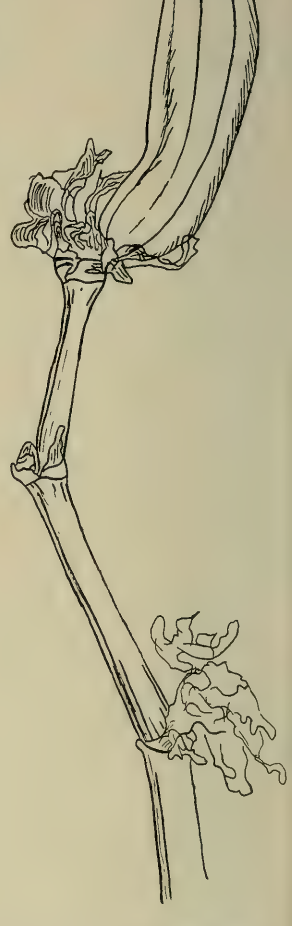


Fig. 732. *Iris pallida*, Frucht. (Original B.)

in den Abmessungen auszudrücken. Andererseits sind die anatomischen Merkmale der ganzen *Pogoniris*-Sektion (abgesehen immer von *I. arenaria*, die ihr eigenes

Gepräge zeigt) ganz scharf zu charakterisieren. Nach Bernátsky[1]) spricht diese Unbeständigkeit des Artgepräges ebenfalls dafür, daß die *Pogoniris*-Sektion neuerer Entstehung ist.

Die Samenkörner der *Pogoniris*-Arten sind länglich, ellipsoidisch oder rundlich und haben an der Spitze eine kleine vorstehende Anschwellung. Nur die Samen der *I. pallida* sind würfelförmig abgeplattet und zeigen keinen derartigen Gewebekörper. Die Samenschale ist fleischig, faltig. Alle Schichten sind streng zusammenhängend. Die Epidermiszellen zeigen in der Flächenansicht beinahe ein isodiametrisches Vieleck, im Längsschnitt gedehnte Rechteckform. (Fig 733.) Ihre tangentialen Wände sind gleichmäßig verdickt und zwar die äußere stärker als die innere. Die Seitenwände sind dagegen dünn und faltig. Die Wände der Epidermiszellen bestehen aus Zellulose, die Außenwand wird nur von einer dünnen Kutikula überzogen. Bei allen Arten sind Spaltöffnungen in ziemlich großer Zahl vorhanden. Der Bau der Parenchymschichten und des Gefäßbündels sind gleich wie bei *I. arenaria*. Die ölführende Schicht besteht bei *I. pallida*, *I. germanica* und *I. Reichenbachii* (= *I. virescens* var. *Reichenbachii*) aus 4—6, bei den anderen aus 3—4 Zellschichten. Das Hilum wird von einem Ring aus Verstärkungszellen umschlossen, der an seiner Oberfläche nur aus tüpfelig verdickten Epidermiszellen, unter diesen aus ebenfalls tüpfelig verdickten Parenchymzellen gebildet wird. Letztere sind auch größer als die dünnwandigen Zellen des Samenschalen-Parenchyms.



Fig. 733. *Iris pumila*, Epidermis der Testa, a = äußere, b = innere verdickte Tangentialwand. (Nach Nagy.)

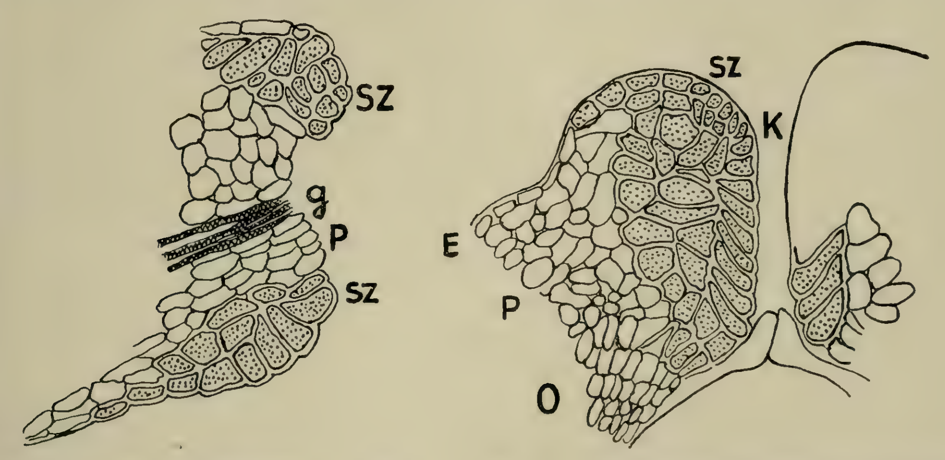


Fig. 734. *Iris Reichenbachii* (*I. virescens* var. *R.*) Längsschnitt durch den Nabel des Samens. SZ = Sklerenchymzellen, P = Parenchym, G = Gefäßbündelendigung. (Nach Nagy.)

Fig. 735. *Iris hungarica*, Längsschnitt durch den Keimungskanal des Samens. K = Keimungskanal, SZ = Sklerenchym, P = Parenchym, E = Epidermis, O = Ölschichte des Testa-Parenchyms. (Nach Nagy.)

[1]) Bernátsky, A hazai *Iris*-félék. Math. és Term.-Tud. Körl. XXXI. 2, sz. Budapest, 1911, Seite 9.

Die Verstärkungszellen des Keimungskanales (Fig. 735) stehen in gebogenen Reihen. Sie sind viel größer als die Parenchymzellen der Testa. In ihren Wänden sind verstreut feine Poren zu sehen. Ihre Zellwände sind teilweise verholzt. Am stärksten ist der Grad der Verholzung am Rande der Mikropyle; nach innen zu wird er immer geringer und am Makropylenhügel ist ihre Zellwand bereits reine Zellulose. Diese Verstärkungshülle des Keimungskanales besteht bei *I. pallida* aus 6—7, bei *I. variegata* aus 4—5, bei den anderen Arten nur aus 3—4 Zellschichten.

Im Gegensatz zu den Samen der *Apogon*-Arten vermögen die *Pogoniris*-Samen nicht zu schwimmen, sondern gehen, da ihnen jedes Schwimmgewebe fehlt, im Wasser sofort unter. Im Wasser quellen sie sehr stark auf, ohne daß der Zusammenhang zwischen den Zellen der Testa verloren ginge. Nagy (l. c.) nimmt an, daß die Hauptaufgabe der Testa bei den an trockenen Standorten wachsenden *Pogoniris*-Arten die Wasserspeicherung ist. Darauf weisen die Einrichtungen hin, die das Eindringen des Wassers erleichtern, wie das Vorhandensein zahlreicher Spaltöffnungen, die dünne Kutikula und die Zellulosewand der Epidermiszellen. Je trockenere Standorte eine *Iris* bewohnt, um so ausgeprägter sind diese Einrichtungen. Auch die dünnen, faltigen Seitenwände der Epidermiszellen scheinen dieser Aufgabe zu dienen, denn sie ermöglichen ein starkes Aufquellen der Zelle bei Wasseraufnahme. Die Verdickung der Innenwände soll nach Nagy den innigen Zusammenhang der Parenchymschichten mit der Epidermis sichern, wie auch innerhalb des Parenchyms der Gewebezusammenhang stets gewahrt bleibt.

Über die Bedeutung der Versteifungen des Keimungskanales wurde schon oben berichtet. Sie dienen der Festigung des Haustoriums der Keimblattspitze im Endosperm.

5. Gattung. **Gladiolus L.** Siegwurz.

Zur Unterfamilie der *Ixioideae* gehörig sollte diese Gattung eigentlich nach *Sisyrinchium* gestellt werden. Daß ich von dieser Reihung abgehe, hat seinen Grund darin, daß *Gladiolus* mehrere im Gebiete sicher autochthone Arten aufweist und darum zu den Elementen der mitteleuropäischen Flora gehört, während *Sisyrinchium* nur ein Einschleppling und daher zur mitteleuropäischen Flora nur gewissermaßen anhangsweise einzubeziehen ist. Zudem weist *Sisyrinchium*, obwohl zu den Iridoideen gehörig, so wenig gemeinsame Züge mit *Iris* auf, daß seine Lostrennung in der Reihenfolge auch von diesem Gesichtspunkt aus kaum beanstandet werden kann.

Als einziger bis Mitteleuropa vordringender Vertreter der *Ixioideae* ist doch auch die Gattung *Gladiolus* ausgesprochen afrikanisch zu nennen. Denn von den etwa 150 Arten der Gattung ist nur eine einzige, *G. palustris* in Mitteleuropa weiter verbreitet. Drei Arten, *G. segetum*, *G. illyricus* und *G. communis* sind eigentlich mediterran, doch reichen die beiden ersten mit den mediterranen Ausstrahlungen ins südliche Mitteleuropa, während *G. communis*, der häufig in Gärten gepflanzt wird und jedenfalls vor der Einführung der südafrikanischen Arten noch mehr gepflanzt wurde, vielfach verwilderte und stellenweise vollständig eingebürgert ist. Ganz eigenartig — im Hinblick auf die Herkunft der Gattung — verhält sich *G. imbricatus*, der in Europa ein ähnliches Areal zeigt, wie die pontischen *Pogoniris*-Arten, aber in Ungarn fehlt und dafür in Oberitalien und dem Tessin wieder vorkommt. Da diese Art jedoch auch noch in Kleinasien bis zum Libanon und nach Mesopotamien vorkommt, kann sie wohl als ein Abkömmling eines ostafrikanischen Stammes betrachtet werden, wodurch der Anschluß an das afrikanische Hauptareal gegeben ist.

Die **Keimung** und **Erstarkung** wurde von Irmisch (84) an *G. communis* und *G. palustris* studiert[1]). Sie erinnert außerordentlich an die von *Crocus*, wie ja auch der Bau der unterirdischen Kaulomorgane kaum einen Unterschied zwischen den beiden Gattungen zeigt, was auf die überaus nahe Beziehung von Crocoideen und Ixioideen hinweist.

Das zur Gänze unter der Erde bleibende Keimblatt zeigt, wie bei den übrigen Gattungen der Iridaceen, drei Abschnitte, eine als Haustorium fungierende verdickte Spitze, die im Endosperm verborgen bleibt, eine fadenförmige Spreite und eine eng röhrenförmige Scheide. Die als Verbindungsstück zwischen Haustorium und Scheide dienende Spreite setzt sich nicht, wie bei *Iris* und deren Verwandten, seitlich an die Keimblattscheide an, sondern ist, wie bei *Crocus*, die unmittelbare, an der Ansatzstelle jedoch herabgedrückte Fortsetzung der Scheidenspitze. (Fig. 736 a.) Nach unten zu setzt sich die Keimblattscheide absatzlos in die ein wenig verzweigte Keimwurzel fort. Das Hypokotyl bleibt unentwickelt. Auf das Keimblatt folgt bald ein breitgedrücktes Laubblatt, das einzige der ersten Vegetationsperiode. Dieses Laubblatt umschließt mit seinem langen Scheidenteil ein drittes, unentwickelt bleibendes Blättchen, welches mit einer engen Spalte versehen ist. Es ist dies das erste Scheidenblatt der zweiten Vegetationsperiode, welches die Anlagen der nächstjährigen Blätter einschließt. Der Achsenteil zwischen Laubblattinsertion und dem nächstjährigen Scheidenblatte schwillt im Laufe der Vegetationszeit beträchtlich an und bildet so die erste Knolle. (Fig. 736 b, c.) Die Scheide des Laubblattes folgt dem Wachstum der Knolle, indem sie sich ausbaucht, so daß die Knolle von ihr gänzlich eingehüllt bleibt. Anfangs tut dies auch die Keimblattscheide, nachdem längst das Verbindungsstück abgefallen ist, doch schließlich verschwindet sie. Nach dem Absterben des Laubblattes bleibt seine Scheide hingegen als trockene Hülle um das Knöllchen erhalten. Am Gipfel der Knolle bleibt die Triebknospe für das nächste Jahr stehen und bildet also die terminale Fortsetzung. Im Laufe der nächsten Jahre verändert sich nichts, außer daß die Knollen immer größer werden. Wie bei *Crocus* wird alljährlich eine neue Knolle ausgebildet, wobei die älteren oft noch lange unter der neuen zu erkennen sind.

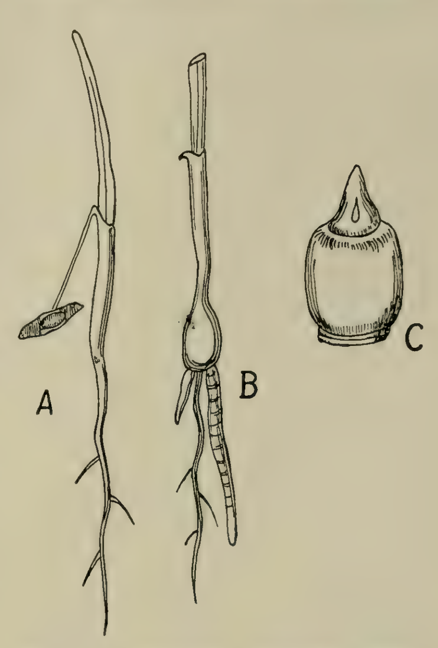


Fig. 736. *Gladiolus communis*, Keimling. A Anfang Juni, B Mitte Juli. Neben der Keimwurzel (Mitte) zwei Zugwurzeln. Die Achse ist bereits verdickt. C Knolle des Keimlings nach Entfernen von Keimblatt und Laubblatt, deren Insertionen an der Basis der Knolle zu erkennen sind. An der Spitze der Knolle die Anlage des ersten Blattes des nächsten Jahrganges. (Nach Irmisch.)

Wurzelwerk. Die Hauptwurzel geht mit dem Ende der ersten Vegetationsperiode zugrunde. Es bilden sich jedoch — wenn auch nicht immer — aus dem kurzen

[1]) Über die Keimung von *G. paluster* schreibt auch Lubbock (**125**), doch ist sein Bericht eine fast wörtliche Übersetzung von Irmisch's Arbeit und verdient daher keine besondere Berücksichtigung.

Achsenstück unter der Knolle ein bis zwei fleischige, leicht abbrechende Nebenwurzeln. Irmisch erkannte deren Bedeutung noch nicht, sondern sieht sie, weil sie eben nicht immer erscheinen, sondern auch oft fehlen können, für zur Ernährung unwesentliche, für die normale Entwicklung sogar hinderliche Gebilde an, da sie, wie er meint, trotz ihrer sehr kurzen Lebensdauer viel Nahrungsstoffe zu ihrer Bildung erfordern, die eben der Knolle entzogen werden müssen. Es ist heute ganz klar, daß es sich hier um Zugwurzeln handelt, wie sie ja auch bei *Crocus* u. a. beobachtet werden konnten, die die Aufgabe haben, die Knolle tiefer ins Erdreich zu ziehen. Schon die Abbildung Irmisch's beweist dies (Fig. 736 C); denn er versah in seiner Zeichnung diese Wurzel mit einer sehr auffallenden Ringelung, die natürlich eben das Resultat einer bereits erfolgten Kontraktion ist. Nachgewiesen wurde das Vorhandensein von Zugwurzeln später auch von Rimbach (125, 116—118). An erwachsenen Pflanzen scheint diese Bildung jedoch — wenigstens relativ — seltener zu beobachten zu sein als bei *Crocus*. Sonst wäre es kaum zu erklären, daß Donteau (41) diese Zugwurzel als Monstrosität ansah! Die der Ernährung dienenden Faserwurzeln entspringen genau wie bei *Crocus* in ziemlich großer Zahl ringsum an der Basis der jeweils vorjährigen Knolle. Sie sind ziemlich wenig verzweigt. Da sie im zentralen Gefäßbündelteil ihren Ursprung haben, müssen sie erst einen Teil des Rindengewebes der Knolle durchbrechen und treten erst im Gebiet der unteren Knollenwölbung zutage, wobei sie noch die trockenen Knollenhüllen durchbohren. (Fig. 737.) Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei Beginn der Wurzelbildung zunächst nur eine sehr geringe Zahl von Nährwurzeln gebildet wird (Fig. 737); erst später kommen die übrigen hervor. Es scheint, daß die Pflanze zunächst gewissermaßen Nährstoffe spart, indem sie bloß die zur Bildung der ersten Blätter unbedingt nötigen Wurzeln erzeugt und erst, wenn die jungen Blätter imstande sind zu assimilieren, das zum fertigen Aufbau und zur Reservestoffbildung notwendige reiche Wurzelsystem bildet. Für einen Xerophyten muß dies auch insoweit von ökologischer Bedeutung sein, als die Gefahr besteht, daß noch nach der ersten Wurzelbildung eine neue Trockenperiode diese vernichtet, bevor neue Reservestoffe gebildet sind. Die ersten Wurzeln kann *Gladiolus* unbeschadet verlieren, wie ich an *G. palustris* feststellte. Der Ersatz tritt bei bleibend günstigen Verhältnissen überaus schnell ein.

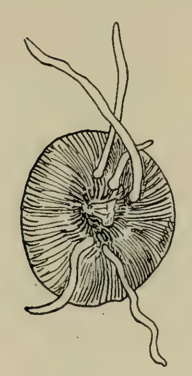


Fig. 737. *Gladiolus palustris.* Unterseite der reifen Knolle mit vorbrechenden Wurzeln. (Original B.)



Fig. 738. *Gladiclus tristis.* Eine Knolle, an der alle Axillarknospen zur Entwicklung gelangten. Der terminale Trieb entwickelt eine Zugwurzel. Leichte Asymmetrie der Knolle. (Nach Arber.)

Im Gegensatz zu den Nährwurzeln erscheinen die Zugwurzeln an älteren Gladiolen nicht aus der vorjährigen Knolle, sondern entwickeln sich aus der Basis des Neutriebes, ebenfalls wie bei *Crocus*. (Fig. 738.)

Interessante Beobachtungen über Zahl, Anordnung und den Zeitpunkt des Auf-

tretens der Zugwurzeln machte I. Haeckel (64) im Zusammenhang mit ihren Untersuchungen über die Dorsiventralität der *Gladiolus*-Blütenstände. Bei den Garten-Hybriden mit ihren stärker unsymmetrisch gebauten Knollen, aber auch bei *G. palustris* entspringt eine größere Zahl von Zugwurzeln aus der Basis der jungen Knolle und zwar auf etwa $^2/_3$ des Basisumfanges auf derjenigen Seite, nach der die alte Knolle schief liegt. Die neue Knolle sitzt nämlich schräg auf der alten, wie weiter unten noch erklärt werden soll. Zur Zeit, in der die ersten Zugwurzeln erscheinen, ist die vorjährige Knolle zwar noch vorhanden, jedoch schon deutlich im Verschrumpfen begriffen. Da nun bei den genannten Formen die Zugwurzeln an der Seite entspringen, an der die junge Knolle am stärksten über die alte vorragt, erfolgt der Zug gerade in der Richtung, nach der der Widerstand, den die alte Knolle der Tieferlegung entgegensetzt, am geringsten ist. Daher sind die in Mehrzahl vorhandenen Zugwurzeln klein, nicht übermäßig stark. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *G. segetum*. Bei dieser Art tritt zunächst nur eine einzige, aber besonders große Zugwurzel an der jungen Knolle auf, und zwar zu einem Zeitpunkt, in dem die alte Knolle noch vollkommen erhalten ist. Die alte Knolle ist jedoch, wie I. Haeckel feststellte, merkwürdigerweise mit ihrer Achse fast waagrecht gestellt. Die alte Knolle stellt infolge ihres noch guten, festen Erhaltungszustandes bei der Tieferlegung der jungen ein viel größeres Hindernis dar, als bei den vorerwähnten Arten. Infolgedessen kann die junge Knolle ihre endgültige Tiefenlage nur dadurch erreichen, daß sie neben die alte zu liegen kommt. Da hiezu nun ein besonders kräftiger Zug notwendig ist, der auch die alte Knolle herumzudrehen imstande ist, wird eine besonders starke Zugwurzel ausgebildet. Die Einzahl dieser Wurzel mag vielleicht mit dem zu ihrer Ausbildung notwendigen großen Materialaufwand zusammenhängen, aber vielleicht auch den Vorteil einer besonderen Richtwirkung zur Ursache haben. Aus Haeckels Beschreibung geht allerdings nicht klar hervor, ob nicht die alte Knolle schon vor der Tätigkeit der Zugwurzel eine so verdrehte Lage einnahm, was man daraus vermuten könnte, daß ja auch die junge Knolle, die ursprünglich doch eine mehr oder minder geradlinige Fortsetzung der Achse der alten ist, bei deren Drehung aus der Vertikallage herausgedreht werden muß, die sie doch bestenfalls nur durch nachträgliche Krümmung, d. h. einseitig stärkeres Wachstum der Unterseite einigermaßen, aber kaum vollkommen wieder erreichen kann. (64, 84, 116, 117, 118, 125, B.)

Die **Knolle** wurde nur von Irmisch (84) beschrieben, jedoch auch da nur im voll entwickelten Zustand. Zur Ergänzung dieser Beschreibung studierte ich Knollen derselben Art wie Irmisch, nämlich *G. palustris* im ruhenden, beziehungsweise austreibenden Zustand. Schon äußerlich betrachtet (Fig. 739) sehen diese einer *Crocus*-Knolle vollkommen ähnlich; bei näherer Untersuchung des Baues erweist sich diese Ähnlichkeit als eine fast vollkommene. Die Knolle ist von einer größeren oder kleineren Zahl von rotbraunen faserigen Hüllen eingeschlossen; wenigstens die äußerste dieser trockenen Hüllen schließt die ganze Knolle, von der vertieften Abbruchsnarbe der nächst älteren Knolle bis zu der noch vorgeschobenen, die Knospe umschließenden Spitze ein. Sie ist im unteren Teil parallelfaserig, etwa von der Mitte an netzfaserig und erst wieder im äußersten Spitzchen in parallele spitze Fasern aufgelöst, die sich einem allfälligen Eindringling wie Spieße entgegenstellen. Ist nur eine solche ganze Hülle vorhanden, so ist dies die äußerste der vom vorigen Jahrgang stammenden Hüllen. Meist jedoch liegen über dieser noch eine größere Zahl von älteren Hüllen, wobei zwischen je zwei ganzen Hüllen meist zwei kurze liegen, die nur von der oberen Wölbung an die Spitze einschließen und daher trichterförmig sind. Sämtliche Wurzeln sind an der ruhenden Knolle abgestorben und höchstens als faserförmige Reste vorhanden.


Fig. 739. *Gladiolus palustris*, ruhende Knolle. (Original B.)

In diesem Zustand ist die Knolle von geradezu unbegreiflicher Widerstandsfähigkeit gegenüber der Austrocknung. Ein Zufallsexperiment an den von mir untersuchten Knollen von *G. palustris* zeigt dies außerordentlich deutlich. Für meine Untersuchungen wurden in den ersten Septembertagen 1931 im Botanischen Garten Wien eine Anzahl von Knollen dieser Art, die bereits vollständig eingezogen hatten, der Erde entnommen. Da es meine Absicht war, sie in ruhendem Zustand zu untersuchen, setzte ich sie nicht mehr ein, sondern bewahrte sie in einem Vorraum, lose in Papier gehüllt, auf. Durch die Beschäftigung mit anderen Arbeiten übersah ich es auch im Frühjahr 1932, sie einzusetzen, und sie blieben weiter ohne Erde liegen. Der zur Aufbewahrung dienende Raum war im Winter frostfrei; im Sommer gewährte er durch eine breite Front offener Fenster der Luft freien Durchzug, was in dem abnorm trockenen Sommer von 1932 und der schon in normalen Sommern außerordentlich trocken-heißen, fast kontinental anmutenden Luft von Fürstenfeld äußerst austrocknend wirkte, zumal da der Raum gegen Südwest offen und dicht unter dem Dache gelegen ist und daher schon ab Mittag in der prallen Sonne liegt, die eben 1932 fast keinen Tag des ganzen Sommers fehlte. Die Knollen trockneten unter solchen Umständen natürlich vollkommen aus, so daß sie nur mühsam mit einem scharfen Messer durchschnitten, besser gesagt gespalten werden konnten. Kleinere Stücke ließen sich nur abbröckeln und ohne weiteres zu Mehl vermahlen. Die Knollen schienen also unbedingt tot zu sein. Anfang November 1932, also 14 Monate nachdem die Knollen aus der Erde genommen wurden, wollte ich sie zur Untersuchung aufweichen. Um dies zu erleichtern, legte ich sie zunächst zum Austreiben der Luft in stark verdünnten Alkohol und stellte sie auf einen Ofen, um diesen durch Wasser zu verdrängen. Zwar kam das Wasser bezw. der verdünnte Alkohol nicht zum Sieden, aber doch wirkte eine ziemlich hohe Temperatur mehrere Tage auf die eingeweichten Knollen ein. Nach etwa 4 Tagen hatten sämtliche Knollen Wurzeln ausgetrieben! Das Knollenparenchym war wieder weich und schneidbar und die genauere Untersuchung zeigte, daß an allen Knollen die Hauptknospe wenige Tage später sichtlich zu wachsen begann. Dasselbe konnte an nachträglich, zum Teil ohne die Hülle kalt eingeweichten Knollen beobachtet werden. Ich glaube sagen zu können, nicht jeder Same, und nur besonders Auserwählte unter den Kakteen, hätten eine derartige Austrocknung für 14 Monate aushalten können! Und seltsamerweise waren es gerade Knollen einer durchaus nicht extrem xerophilen Art, die nach Ascherson-Graebner zwar „auf fruchtbaren, trockeneren, etwas buschigen Wiesen", nach Hegi aber auch „auf sumpfigen Wiesen, in Moorwäldern" etc. vorkommt, was ja auch der Name *G. palustris* besagt! (B.)

Zu Beginn des Triebes ist die Morphologie der Knolle am besten zu studieren. (Fig. 740.) Entfernt man außer den älteren Knollenhüllen auch die innerste, die Knolle ganz einschließende Hüllscheide, deren Basis mitunter noch in der Vertiefung am Grunde der Knolle dieser anhaftet, häufiger aber bereits losgetrennt ist, so wird der größte Teil der Knolle frei sichtbar. (Fig. 740 A.) Sie erweist sich nun als ein annähernd kreisrunder, von oben und unten mehr oder weniger abgeplatteter bezw., wie unten nun bereits zu erkennen ist, vertiefter Körper von gelblich weißer Farbe. Auf der oberen Kalotte, schon auf der Abflachung sitzt kappenförmig eine zweite, gleichfalls rotbraune, aber trotz der radialfaserigen Struktur noch intakte Scheide auf, die sich über der Triebknospe ebenfalls zu einer trichterartigen, in Spitzen aufgelösten Röhre verengt. Häufig findet man auf der Unterseite der Knolle eine Seitenknospe, die, unter der äußersten Hülle verborgen, deren Axillarknospe ist, wenn sie auch, wie fast alle Seitenknospen, von der Insertionslinie bereits etwas entfernt liegt. Sie besitzt ihrerseits eine kleine rotbraune Hüllscheide. Wird auch die zweite Hülle entfernt, so erkennt man zunächst, daß sich über deren, etwas unregelmäßig verlaufenden Insertionslinie noch eine etwas stärkere, wulstförmige Vorwölbung der Knolle erhebt und diese erst die obere Abplattung trägt. Auf der der untersten

Seitenknospe entgegengesetzten Seite, aber nicht streng diametral gegenübergestellt liegt nahe der Insertionslinie ein flaches, etwa herzförmiges, trocken-rotbraunes Gebilde mit einem leicht angedeuteten Rückenkiel. Es ist die Hülle einer zweiten Seitenknospe, die ganz flach der Knolle angedrückt ist und, da sie auch etwas versenkt ist, kaum über die glatte Knollenwölbung vorsteht. An der Stelle, an der die obere Wölbung ihren Höhepunkt erreicht und sich zur oberen Mittelvertiefung abzusenken beginnt, ist abermals eine neue Hülle inseriert. (Fig. 740 B.) Ihr unterer Teil ist fast vollkommen eben, so daß die Knolle hier tatsächlich flach gedrückt aussieht. In der Mitte zeigt aber auch diese Hülle, die im übrigen der zweiten vollständig gleicht, die schon bei den äußeren Hüllen beschriebene Spitze. Nach Entfernen dieser dritten Knollenhülle zeigt es sich deutlich, daß die Knolle auch oben eine ziemlich tief eingesenkte Mitte besitzt. Abermals tritt eine Axillarknospe in Erscheinung, die wieder nur ungefähr diametral mit der vorherigen alterniert, aber

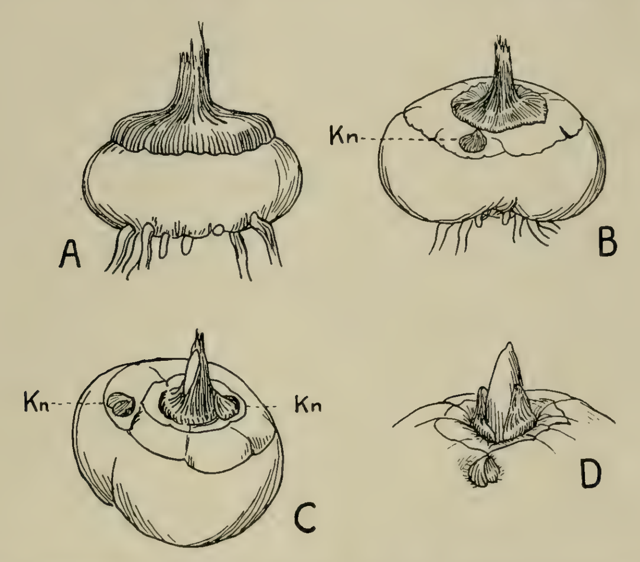


Fig. 740. *Gladiolus palustris,* Morphologie der Knolle. A nach Entfernen aller äußeren Hüllen. B—C nach Abpräparieren der nächsten Hüllen. Kn = Axillarknospen. In C bricht der junge Trieb durch. D Scheitel der Knolle. Der junge Trieb hat seine Schutzscheide durchbrochen. (Original B.)

viel weniger flachgedrückt ist, vielmehr sich etwas an eine weitere, vierte Hülle, anlehnt. (Fig. 740 C.) Diese letzte größere Hülle scheint nun auf den ersten Blick abermals mit verbreiterter Basis einer kreisförmigen, an den Wänden der oberen Eintiefung der Knolle verlaufenden Insertionslinie aufzusitzen. Tatsächlich ist sie jedoch in der Tiefe der Einsenkung inseriert und breitet sich in ihrem unteren Drittel so weit aus, daß sie die Eintiefung fast erfüllt, um dann erst sich zu einer Spitze zu verengen. Sie bildet demnach einen etwas geschweiften und namentlich unten faltigen Doppelkegel; der untere Kegel steht auf der Spitze und ist kurz und flach, ziemlich genau der Eintiefung angeglichen, der obere mehr trichterförmig, spitz, und am Ende ausgefasert. In etwas angetriebenem Zustand läßt sich durch einen seitlichen Riß bereits die Triebspitze der Hauptknospe blicken. Im vollkommenen Ruhezustand wird aber die scheinbar terminale Hauptknospe, so wie es bei den Seitenknospen der Fall ist, noch von einem Scheidenblatt vollständig eingeschlossen, welches, wie die Knospenhüllen, zu einer rotbraunen, trockenhäutigen Hülle verwandelt ist. Beim Austreiben wird diese Hülle einfach längs ihrer Nervatur in meist

zwei Teile gesprengt und ein frisches Scheidenblatt übernimmt den Schutz der Triebspitze. (Fig. 740 D.) Beachtenswert ist, daß Duvernoy (44) den Längsschnitt einer Knolle abbildet, die mit zwei nebeneinander stehenden Hauptknospen endet. (Fig. 741). Gewöhnlich kommt höchstens ein Teil der Reserveknospen ganz zur Entwicklung. Wie aber Fig. 738 bei *G. tristis* zeigt, können auch alle Seitenknospen annähernd gleichstarke Triebe entwickeln. (B.)

Zur Blütezeit untersuchte Irmisch die Knollen von *G. palustris.* Die Knollenhüllen des Vorjahres sind um diese Zeit, wie die älteren, bereits stark zerfasert. Nach ihrer Entfernung sieht man die von der Basis der Scheidenblätter eingehüllte, bereits weit entwickelte neue Knolle auf dem schon stark ausgesogenen, scheibenförmig abgeplatteten Rest der vorjährigen Knolle stehen. Aus der vorjährigen Knolle entspringen die Wurzeln. Unter günstigen, d. h. die Verrottung abgestorbener Teile verzögernden Umständen kann man auch drei — beinahe niemals aber mehr — Knollen übereinander vorfinden. Die älteren Jahrgänge sind dann immer mehr verschrumpft. (Fig. 742 A.) Was jedoch weder aus Irmisch's Beschreibung hervorgeht, noch in der Abbildung zu bemerken ist, ist die von I. Haeckel (64) festgestellte Tatsache, daß die Knolle zwar nicht dorsiventral, sondern nur unregelmäßig ist, die junge Knolle aber stets schräg entwickelt ist. Die neue Knolle wird im Sommer noch von der Basis von meist drei Scheidenblättern eng umschlossen, die am Grunde der Knolle inseriert sind und mit deren Größenzunahme sich immer mehr bauchig erweitern müssen, mit dem oberen Teil jedoch die Laubblätter und den Blütenstengel auf eine abgestuft weite Strecke röhrenförmig dicht umschließen. Ihnen gehen jedoch noch ein bis drei kürzere Scheidenblätter in der Entwicklung voraus, die zur Blütezeit aber bereits verschwunden sind, da sie dem Dickenwachstum der Knolle nicht nachgeben können. Auf dem Gipfel der Knolle stehen dann gewöhnlich noch zwei Laubblätter mit kreisförmiger Insertion (Fig. 742 B), aus deren Basis nach ihrem Absterben die kappenförmigen Hüllen aus Fig. 740 A und B werden. Sowohl in den Achseln der Scheidenblätter als auch in denen der



Fig. 741. *Gladiolus*-Knolle mit zwei Endtrieben. (Nach Duvernoy.)

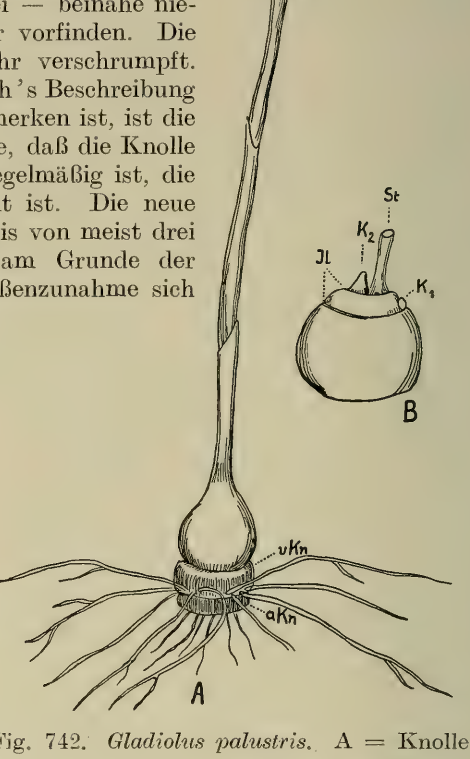


Fig. 742. *Gladiolus palustris.* A = Knolle Ende Juli. aKn = alte (2jährige) Knolle. v Kn = vorjährige Kn. Die Hüllen sind entfernt. B Die Knolle nach Entfernen der Blätter; St = Stengel, Il = Insertionslinien der Blätter. K_1K_2 deren Axillarknospen. (Nach Irmisch.)

beiden Laubblätter stehen Knospen. Die größte ist jedoch immer die neben dem Blütenstengel stehende Axillarknospe des obersten Laubblattes. Sobald die Knolle blühreif wird, steht die Knospe also nicht mehr terminal, sondern die Achse verlängert sich in den terminal stehenden Stengel, während für Erneuerung die oberste Axillarknospe zu sorgen hat, die bei allen Iridaceen wiederkehrende Anordnung. Ist der Blütenstengel jedoch bereits abgestorben und verschwunden, so erweckt die oberste Knospe den Eindruck terminaler Stellung, da sie oft fast genau in der Mitte der Knolle in der Vertiefung steht. Es ist jedoch nur bei noch nicht blühfähigen Knollen eine terminale Verjüngungsknospe vorhanden[1]). Wie I. Haeckel (64) feststellte, sind diese so sehr an *Crocus* gemahnenden Verhältnisse nicht bei allen Gladiolen vorhanden. Die großen Knollen der Garten-Hybriden zeigen eine ausgeprägte Assymmetrie. Nicht allein, daß die junge Knolle stärker als bei *G. palustris* exzentrisch auf der alten steht, sondern auch der ganze Bau ist schief. Dies kommt dadurch zustande, daß nach der Tätigkeit der Zugwurzeln die junge Knolle einseitig schief im Boden liegt. Da die Sproßachse aber naturgemäß vertikal aufwärts wächst, wird die Knolle in einen kleineren höher- und in einen größeren tiefergelegenen Teil zerlegt. Einigermaßen ist diese Einseitigkeit der Knolle auch an der Abbildung Arbers von *G. tristis* (Fig. 738) zu erkennen. Wie weiter unten gezeigt wird, besteht anscheinend ein Zusammenhang zwischen der Einsymmetrie der Knolle und der Stellung des Blütenstandes. (44, 64, 84, B.)

Blattorgane. Areschoug (5) beobachtete an *G. imbricatus*, daß am 6. Dezember sich in den Knospen für die nächstjährigen Sprosse noch keine Laubblattanlagen gebildet hatten. Die Knospen hatten eine langgestreckte, konische, zugespitzte Form und waren nur von hohen, scheidenförmigen Niederblättern umgeben. Beim Heranwachsen des Sprosses schützt ihn zunächst das äußerste der frisch bleibenden Scheidenblätter — die beiden äußersten werden, wie bei Beschreibung der Knolle gezeigt wurde, schon im Herbst trockenhäutig —, nach einer gewissen Strecke des Wachstums wird dieses von dem nächsten durchbrochen und so fort, sodaß der Trieb schließlich von — meist — drei Niederblattscheiden, die von außen nach innen immer länger sind, umschlossen, bis nahe der Erdoberfläche geleitet wird. (Fig. 743.) Dann erst folgen die Laubblätter. Diese sind durch ihre schwertähnliche Form und eine kartilaginöse Bohrspitze leicht imstande, die Erde zu durchbrechen, wenn sie durch interkalares Wachstum der Basis der Spreite in die Länge gestreckt werden. Eine Blattscheide umschließt dabei die andere und die inneren Teile des Sprosses liegen dabei in der Scheide des nächst äußeren Laubblattes eingeschlossen. Beide Laubblätter stehen noch auf dem sich später zur Knolle verdickenden Teil der Achse. Am Blütenstengel steht (nach Irmisch 84) in der Regel unterhalb der untersten Braktee nur ein einziges oder zwei scheidenföımige Blätter. Ihrer Form nach leiten diese scheidenföımigen Blätter allmählich zu den eigentlichen Brakteen über.

Die Laubblätter unserer heimischen Gladiolen sind ausnahmslos isolaterale, schwertförmige Blätter, von denen der *Iris*-Arten durch ihre größere Zartheit verschieden. Nach Chodat (32) und Balicka-Iwanowska (10) besitzen sie einen Saum, der ein fibrovaskulares Gefäßbündel enthält, welches im voll entwickelten Zustand verholzt ist. In der Mitte durchzieht die Spreite eine vorstehende „falsche Mittelrippe“ („côte médiane“ bei Chodat und Balicka-Iwanowska, „pseudomidrib“ bei Arber 3, 4), die von zwei einander gegenüberliegenden Gefäßbündeln mit stark entwickeltem Bastteil gebildet wird, wie bei *Iris Pseudacorus*. Auch an den übrigen Hauptgefäßbündelpaaren zeigen sich vorspringende, aber viel

[1]) Eigentlich kann man auch dies nicht unbedingt sicher behaupten. Es müssen erst eingehende Vegetationspunktstudien erweisen, ob nicht doch auch diese Knospe eine Axillarknospe des obersten Laubblattes ist, neben welcher die Achse blind endigt, was mir sehr wahrscheinlich vorkommt. B.

schwächere Rippen. (Fig. 744.) Die Blätter sind allmählich, aber ziemlich scharf zugespitzt. Über die Natur der Brakteen wird im nächsten Abschnitt zu sprechen sein. (5, 3, 4, 10, 32, 84.)

Infloreszenz und die Dorsiventralität der Blüten. Zwischen dem Bau des Blütenstandes und der Form der Blüten besteht ein so inniger kausaler Zusammenhang, daß eine Trennung dieser beiden Fragen nicht möglich ist. Es sei aber dennoch, um die Übersichtlichkeit zu wahren, zunächst der Blütenstand für sich behandelt, ohne Rücksicht auf die bei seiner Entwicklung auftretenden Veränderungen in den Blüten und auf die Ursachen, die seine und die Form der Blüten bestimmend beeinflussen. Diesen zweiten Fragenkomplex muß man dann in einem behandeln.

Im Gegensatz zu den komplizierten *Iris*-Infloreszenzen ist der Blütenstand von *Gladiolus* der Anlage nach eine gewöhnliche zweizeilige Ähre mit akropetaler Aufblühfolge. Die Blüte steht in der Achsel eines Vorblattes und wird noch von einem zweikieligen adaxialen Deckblatt gestützt. Deck- und Vorblatt bilden miteinander eine einblütige zweiblättrige Spatha, wenn man nicht in diesem Falle auf diesen Ausdruck lieber verzichten will.

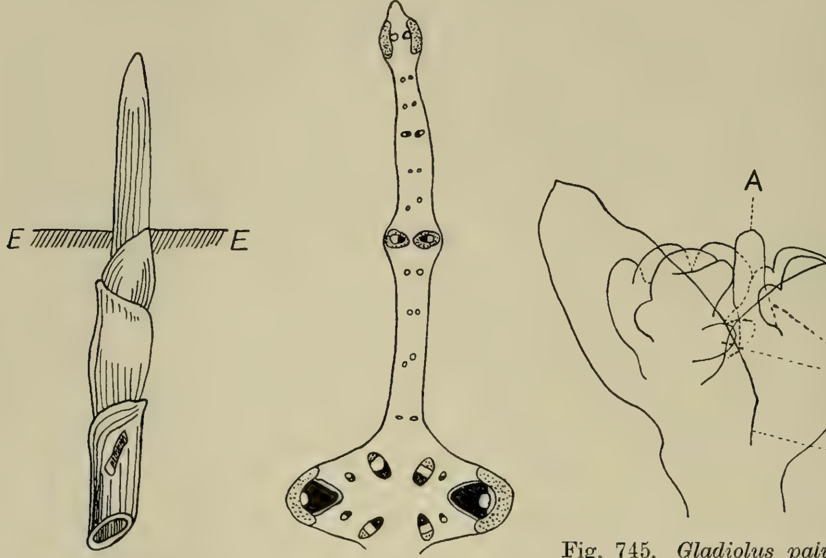


Fig. 743. *Gladiolus imbricatus.* Durchbruch der Triebspitze durch die Erdoberfläche E—E. (Nach Areschoug.)

Fig. 744. *Gladiolus sp.* Blattquerschnitt. Xylem schwarz, Sklerenchym punktiert. (Nach Arber.)

Fig. 745. *Gladiolus palustris.* Anlage der obersten beiden Blüten einer Infloreszenz, dazwischen ein freies Achsenende A; D = Deckblätter. V = Vorblätter. (Nach I. Haeckel).

So einfach liegen die Verhältnisse jedoch nur am ganz jungen Blütenstand. Dieser zeigt noch ganz klar die median zweizeilige Anordnung der Tragblätter und Blüten, die auch noch gerade aufwärts gerichtet stehen. Infolge der akropetalen Entwicklungsfolge bleibt für die obersten Blüten nicht mehr genug Baustoff zur Verfügung, weshalb die obersten 4 bis 10 Blütenanlagen auf immer jüngeren Entwicklungsstufen stehen bleiben und wärend der Anthese der unteren Blüten der Ähre allmählich vertrocknen. Der Rest des Vegetationskegels wird entweder zu einer solchen unvollendeten Blüte verbraucht oder aber er bleibt, wie I. Haeckel (64) namentlich an *G. palustris* häufig beobachtete, als freies Achsenende erhalten. (Fig. 745.) M. E. ist es besonders beachtenswert, daß bei ein und derselben Art

sowohl der eine als auch der andere Fall möglich ist, da gerade durch diese Tatsache der Begriff der Terminalblüte, der doch in der früheren Morphologie eine so gewichtige Rolle spielte, ad absurdum geführt wird. Die beiden obersten Seitenspathen verhalten sich nach I. Haeckel, im Falle einer freien Achsenendigung, so wie bei *Libertia*, wo sich ebenfalls am Ende mancher Tochterachsen zwei Spathen gegenüberstehen, zwischen denen sich öfters ein freies Achsenende befindet. I. Haeckel schließt wohl mit Recht aus diesen Tatsachen darauf, daß auch die am Ende der Tochter- und auch der Hauptachsen der *Iridioideae* in Zweizahl oder Einzahl stehenden Spathen sich aus der Reduktion einer einst vielspathigen Ähre erklären lassen.

In diesem Zusammenhang muß, um das Verständnis der fast ausnahmslos einährigen Blütenstände von *Gladiolus* zu erleichtern, auch kurz der Bau anderer Ixioideenblütenstände gestreift werden. Primitivere Ixioideen besitzen verzweigte Ähren, am stärksten *Melasphaerula ramosa*, bei der sogar Tochterähren zweiter Ordnung auftreten. Dabei ist auffallend, daß die Gliederung von der Basis zur Spitze abnimmt und — im Gegensatz zu *Libertia* und *Aristea* — eine akropetale Aufblühfolge damit Hand in Hand geht. Bei anderen Gattungen, z. B. *Babiana*, zeigt sich deutlich eine Bevorzugung der Endähre gegenüber den Seitenähren, indem sie kräftiger entwickelt ist und auch einige Blüten mehr besitzt als letzteren. *Anomatheca* hat nur mehr zweiblütige Seiteninfloreszenzen, dagegen neun Blüten an der Hauptähre. Die Blüten der Seitenähren entwickeln sich aber bei dieser Art wie bei *Freesia* erst dann, wenn die Endähre vollständig verblüht ist. *Gladiolus* hat in seinen meisten Arten überhaupt nur mehr eine terminale Ähre, die aber dafür sehr reichblütig ist. Daß aber auch er aus Ahnen mit ursprünglich verzweigten Ähren hervorgegangen ist, zeigt sich darin, daß bei manchen Gladiolen, wie *G. palustris* und manchen *Gandavensis*-Hybriden, in den obersten Hochblättern manchmal die Anlagen von ein bis zwei Seitenähren zu finden sind. Diese Seitenähren besitzen aber höchstens 3 bis 9 Blüten und diese entfalten sich erst, wenn die Hauptähre ganz abgeblüht ist. Ob nun die große Blütenzahl der Endinfloreszenz durch das Verschwinden einer einst größeren Zahl von Seiteninfloreszenzen ermöglicht wurde oder umgekehrt sekundär durch den Übergang von der akropetalen zur basipetalen Tendenz des Gesamtblütenstandes die reiche Entwicklung der Endähre durch den großen Stoffverbrauch zur Unterdrückung der Seiteninfloreszenzen führte, läßt I. Haeckel, deren eingehenden Studien wir die Klarlegung dieser Verhältnisse verdanken, offen. Da jedoch auch bei *G. palustris* die letzten Blütenanlagen der Hauptinfloreszenz nicht zur Entwicklung kommen und doch Seitenähren auftreten können, möchte ich aber doch eher für die Ansicht eintreten, daß das Verschwinden der Seitenachsen das Primäre und damit die Ursache der Vielblütigkeit sei. Denn es ist nicht anzunehmen, daß bei offensichtlicher Bevorzugung der Endinfloreszenz dennoch Seiteninfloreszenzen zur Anlage kommen, obwohl nicht einmal zur Vollendung der Hauptinfloreszenzen die nötigen Baustoffe zur Verfügung stehen.

Die einfache regelmäßige median-zweizeilige Anordnung des Blütenstandes erleidet jedoch in der Entwicklung bald weitgehende Modifikationen. Sobald die junge Blütenähre den Schutz der Hochblattscheide verlassen hat, kann man an ihrer Basis eine schwache, knickartige Krümmung wahrnehmen, die auf ein ganz kurzes Achsenstück in der Höhe der untersten Blütenknospe beschränkt ist. Die Folge dieses Knickes ist, daß sich der ganze Blütenstand nach einer Seite überneigt. Die Internodien sind in diesem Zustand noch ganz kurz, sodaß nur die dachziegelartig übereinander liegenden Deckblätter zu sehen sind. Bei der Streckung der Internodien erfolgt auch gleichzeitig deren Aufrichtung. Die einzelnen Blüten lösen sich durch die Streckung in von unten nach oben fortschreitender Reihenfolge aus dem festen Ährenverband; der noch geschlossene Teil der Ähre oberhalb der jeweils obersten freiwerdenden Blüte hängt aber noch stark nach einer Seite über. Schließlich ist die Blütenstandsachse wieder gestreckt, doch behält sie stets eine

leichte Neigung in derselben Richtung bei, in der sie ursprünglich geneigt war. Unmittelbar nach der Internodienstreckung setzen auch die später zu behandelnden Veränderungen in der Blüte ein, die zur Bildung der für *Gladiolus* so charakteristischen einseitswendigen Ähre führen. Aber auch die Blütenstandsachse ist insoweit an deren Bildung beteiligt, indem die Internodien abwechselnd nach der entgegengesetzten Richtung gedreht werden, so daß die Deckblätter passiv auf die Rückseite der Infloreszenz verlegt werden. Bemerkenswert ist dabei, daß anatomische Unterschiede zwischen Vorder- und Rückseite der Blütenstandsachse, die etwa für die Dorsiventralität der Ähre verantwortlich gemacht werden könnten, nicht feststellbar sind.



Fig. 746. *Gladiolus palustris*, Seitenansicht der Blüte. (Nach einer Photographie von Troll.)

Trotz des Überhängens der Blütenstandsachse nach einer Seite wäre aber die Dorsiventralität von *Gladiolus* nicht so auffällig, wenn nicht noch eine augenfällige Zygomorphie der Blüten dazu käme, die durch eine Biegung und Drehung der Perigonröhre die Einseitswendigkeit der ganzen Infloreszenz noch verstärkt. Es ist daher nicht verwunderlich, daß diese Erscheinung schon 1845 von Wydler (160), später noch von Eichler[1]), Bateson (11) und Urban (151) und endlich in letzter Zeit von Troll (150) beschrieben wurde, bis endlich 1930 durch die sorgfältigen Untersuchungen I. Haekkels (64) die Lösung dieses Problems gelang.



Fig. 747. *Gladiolus palustris*. Normaler Blütenstand. (Original I. Haeckel.)

Die *Gladiolus*-Blüten sind dadurch zygomorph, daß ihre Blumenkronröhre etwa an der Stelle, an der ihr enger basaler Teil in den trichterförmig erweiterten übergeht, einen plötzlichen scharfen Knick aufweist. (Fig. 746.) Damit geht Hand in Hand eine Labellum-artige Ausbildung der nun ungefähr horizontal gestellten Perigonabschnitte der Unterseite, die außer ihrer Lageveränderung auch eine mehr oder weniger weitgehende Formänderung erleiden und namentlich durch Ausbildung eines auffallenden Saftmales wesentlich von den übrigen Perigonabschnitten abweichen. Auch das dem Labellum gegenüberliegende Blatt, welches nun zur Oberlippe geworden ist, erfährt eine Veränderung, indem es eine gaumenartige Wölbung erhält und zugleich größer wird als die übrigen Perigonabschnitte. (Fig. 747.) Zu dieser Zygomorphie des Perigons tritt auch noch eine Änderung in der Lage der Staubblätter, die unter dem Griffel dicht nebeneinander mit nach unten geöffneten Antheren dicht unter der Oberlippe liegen. Dabei ist die ganze Staubblattgruppe einheitlich in der Weise gebogen, daß die Spitzen der Antheren wieder aufwärts ge-

[1]) Eichler, Blütendiagramme I, Leipzig 1875.

krümmt sind. Wie Troll hervorhebt, hat diese Lage der Staubblätter größte Ähnlichkeit mit der Anordnung der Staubblätter in einer lippigen Sympetalenblüte, wie *Antirrhinum* oder *Lamium*. Da die Antheren infolge der Krümmung der Filamente der Blütenmitte zugekehrt sind, kann der Pollen von den einkriechenden Insekten leicht abgestreift werden. (Fig. 748.)



Fig. 748. *Gladiolus palustris.* Krümmungslage der Staubblätter und des Griffels. (Nach Troll.)

Bei der Bildung des Labellums können nun zweierlei Wege eingeschlagen werden. Der gewöhnliche, bei den wilden Arten auftretende Typus — allgemein als Typ I bezeichnet — hat ein Labellum, welches von zwei Blättern des inneren und einem des äußeren Perigonkreises gebildet wird. Es beteiligen sich an seiner Bildung das mediane adaxiale Blatt des inneren Kreises (6) und eines der beiden abaxialen (2),

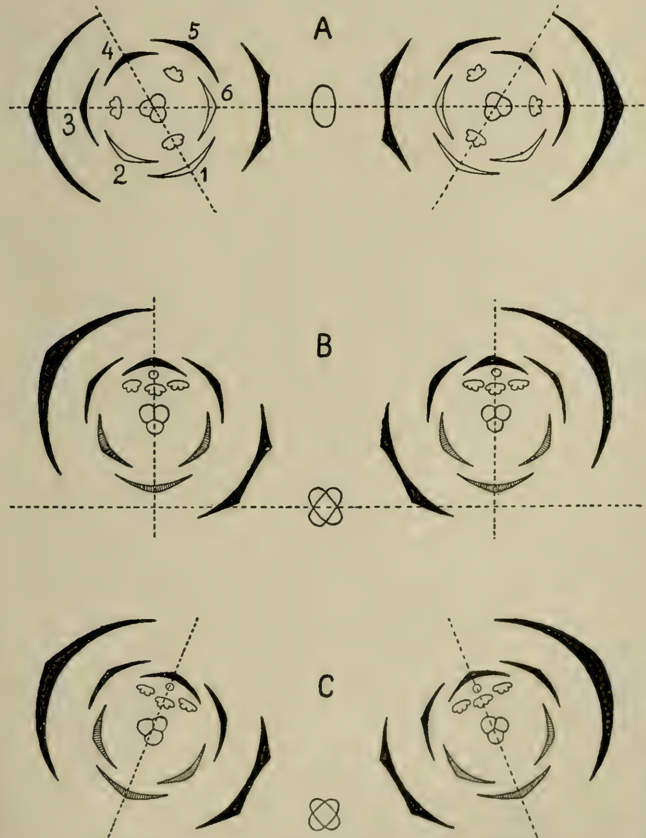


Fig. 749 *Gladiolus.* Diagramme der Drehung eines Blütenpaares nach Typus I. A vor, B während, C nach der Orientierungsbewegung. (Nach I. Haeckel.)

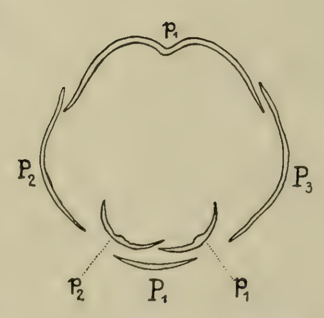


Fig. 750. *Gladiolus palustris.* Querschnitt durch die geöffnete Blüte über den Antheren. P_1 das mediane, P_2 und P_3 die lateralen Blätter des äußeren Perianthkreises. p_1 bildet die Oberlippe, p_2 und p_3 treten zum Labellum zusammen. (Nach Troll.)

sowie der dazwischen liegende Abschnitt des äußeren Kreises (1). (Fig. 749 A). Die Oberlippe wird demnach naturgemäß von dem Blatt des inneren Kreises gebildet, welches an der Labellumbildung nicht beteiligt ist, also dem äußeren Perigonabschnitt des Labellums gegenübersteht. Die beiden seitlichen äußeren Perigonabschnitte schließen die Flanken der Blüte nach Art von Wangen ab. (Fig. 750.) Bei *G. palustris* fällt die Schmalheit der am Labellum beteiligten Abschnitte im Verhältnis zu den lateralen und besonders zu der breiten Oberlippe der Blüte auf. Wegen der Beteiligung zweier Abschnitte des inneren Perianthkreises bezeichnet I. Haeckel das Labellum dieses Typus auch als zweifaches Labellum. Die mit Ausbildung des Labellums festgelegte Symmetrieebene der Blüte liegt also bei diesem Typus zur Medianebene der Infloreszenz unter einem Winkel von 60° verdreht.

Beim zweiten Typus (Typ II) ist hingegen vom inneren Perigonkreis nur eines der beiden vorderen Blätter an der Labellumbildung beteiligt, weshalb es auch als einfaches Labellum bezeichnet wird (I. Haeckel). Ergänzt wird das Labellum dann naturgemäß von den beiden anschließenden äußeren Abschnitten. Die Oberlippe wird nun von zwei Gliedern des inneren Perigonkreises gebildet, die mehr oder minder zusammenschließen und von dem dazwischen liegenden äußeren Perigonblatt noch gedeckt werden. (Fig. 751.) Gemäß dieser Anlage des Labellums

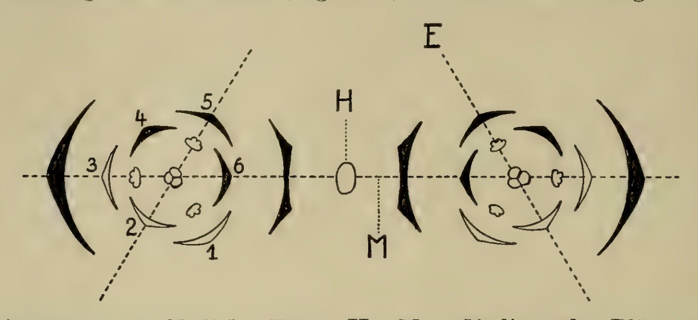


Fig. 751. Diagramm von *Gladiolus* Typus II. M = Mediane des Blütenstandes, E = Symmetrieebenen der Blüten, H = Abstammungsachse. (Nach I. Haeckel.)

schließt nun die Symmetrieebene der Blüte mit der ursprünglichen Mediane des Blütenstandes einen Winkel von 120° ein. Dieser Typ II wurde nach I. Haeckel (64) bisher nur an Gartenhybriden beobachtet[1]). Die Blüten dieser aus Kreuzung hervorgegangenen Garten-Gladiolen sind nun entweder alle nach dem einen oder dem anderen Typ gebaut, oder aber auf einem und demselben Blütenstand finden sich beide Typen regellos verteilt. Bateson (11) suchte darum zu ermitteln, woher die Ausbildung des Typ II ihren Ursprung nehme, und hat sich bemüht, die Herkunft von *G. gandavensis* hybr. festzustellen, an dem der Typus I besonders auftritt. Die von ihm angenommenen Stammeltern des *G. gandavensis* : *G. cardinalis* und

[1]) Es scheint ihr aber entgangen zu sein, daß Urban (151) in seiner Abb. 8 und 9 für *G. tristis* Sibth. ganz entschieden ein Diagramm nach Typ II darstellt. Er schreibt auch S. 417, daß die Symmetrale der Blüte dieser Art „durch ein äußeres hinteres und inneres vorderes Perigonblatt" geht im Gegensatz zu *G. Saundersii* Hook. fil. und *G. Dracocephalus* Hook. fil., welch letzterer nach seiner Abbildung bei Beal (14) zweifellos dem Typ I folgt, bei dem Urban angibt, die Symmetrale gehe „durch ein inneres hinteres und äußeres vorderes Perigonblatt". Demgemäß findet Urban, der den Komplementärwinkel des von Haeckel gemessenen angibt, den Winkel der Blütensymmetrale mit der Mediane bei *G. triphyllus* (also Typ II) mit 60° (120° bei Haeckel) bei *G. Saundersii* (Typ I) 120° (60° bei Haeckel).

Lebensgeschichte
der
Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen
Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Begründet von

DR. O. VON KIRCHNER †
Professor der Botanik an der Landw. Hochschule Hohenheim

DR. E. LOEW †
Professor, Kgl. Real-Oberlehrer a. D.

DR. C. SCHRÖTER
Professor der Botanik an der Eidgen. Techn. Hochschule Zürich.

Fortgeführt von

DR. W. WANGERIN
Professor der Botanik an der Techn. Hochschule Danzig-Langfuhr

DR. C. SCHRÖTER
Alt-Professor der Botanik in Zürich.

Lieferung 46.

Band I, 3. Abteilung, Bogen 69—73: Iridaceae (Schluß). **Mit 40 Abbildungen.** (Von F. Buxbaum.)

Inhaltsverzeichnis von Band I, 3. Abteilung.

Namen- und Sachregister zu Band I, 3. Abteilung.

STUTTGART 1934.

Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer.
Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften.

Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas.

Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Begründet von Prof. Dr. **O. von Kirchner** †, Prof. Dr. **E. Loew** † und Prof. Dr. **C. Schröter**, Zürich. Fortgeführt von Prof. Dr. **W. Wangerin**, Danzig-Langfuhr und Prof. Dr. **C. Schröter**, Zürich.

Es liegen jetzt vor:

Band I, 1. Abt. vollständig. Enthält in Liefg. 1—7 und 9: Allgemeines. Gymnospermae, Monocotyledones. Die Familien Typhaceae, Sparganiaceae, Potamogetonaceae, Najadaceae, Juncaginaceae, Alismaceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae. Register. Preis brosch. ℳ 40.—, geb. ℳ 48.—

Band I, 2. Abt. Enthält in Liefg. 8, 11, 15: Monocotyledones. Anfang der Fam. Gramineae. (*Es fehlen noch*: Fortsetzung und Schluß der Gramineae und Fam. Cyperaceae.)

Band I, 3. Abt. Vollständig. Enthält in Liefg. 9, 10, 13, 14, 16, 17, 19, 21, 37, 40, 43, 45, 46: Monocotyledones. Die Familien Araceae, Lemnaceae, Juncaceae, Liliaceae, Dioscoreaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae. Namen- und Sachregister.

Band I, 4. Abt. Orchidaceae (beginnend mit Liefg. 33, 34, 36, 42; weitere Lieferungen in Vorbereitung).

Band II, 1. Abt. Enthält in Liefg. 12, 18, 20, 26/27, 31/32, 33, 38/39 und 44: Dicotyledones. Die Fam. Cupuliferae, Juglandaceae, Salicaceae, Myricaceae, Ulmaceae, Moraceae. (Es fehlen noch der Schluß der Moraceae und die in Vorbereitung befindlichen Familien Urticaceae, Loranthaceae, Santalaceae, Rafflesiaceae, Aristolachiaceae.)

Band II, 3. Abt. Enthält in Liefg. 22: Dicotyledones. Die Familien Nymphaeaceae, Ceratophyllaceae, Ranunculaceae (*Anfang, Fortsetzung in Vorbereitung*).

Band III, 3. Abt. Enthält in Liefg. 28, 29, 30, 35, 41: Dicotyledones. Die Familien Geraniaceae, Oxalidaceae, Euphorbiaceae, Callitrichaceae. (Die folgenden Familien Linaceae, Zygophyllaceae, Rutaceae, Buxaceae, Anacardiaceae, Celastraceae, Staphyleaceae, Aceraceae, Hippocastanaceae sind in Vorbereitung.)

Band III, 4. Abt. Enthält in Liefg. 31/32: Dicotyledones. Die Familie Tiliaceae.

Band III, 5. Abt. Dicotyledones. (In Vorbereitung die Familie Lythraceae.)

Band IV, 1. Abt. Enthält in Liefg. 23/25, 41: Dicotyledones. Die Familien Ericaceae, Empetraceae, Monotropaceae, Plumbaginaceae. (In Vorbereitung die Familien Primulaceae, Gentianaceae.)

Zunächst werden erscheinen: Orchidaceae, Iridaceae, Linaceae.

Preis der Lieferungen 1—25	je	RM	5.—.	Preis der Lieferung 34		RM	8.—.
„ „ Lieferung 26/27	zus.	RM	12.—.	„ „ „ 35		RM	4.—.
„ „ „ 28/29	„	RM	9.—.	„ „ „ 36/37	je	RM	6.—.
„ „ „ 30	„	RM	6.—.	„ „ „ 38/39	zus.	RM	11.—.
„ „ „ 31/32	„	RM	12.—.	„ „ „ 40/41	je	RM	6.—.
„ „ „ 33		RM	7.—.	„ „ „ 42/46	je	RM	6.—.

Bei Bezug einzelner Lieferungen erhöht sich der Preis um 20%.

„. . . . Dieses Monumentalwerk ist längst für jeden Botaniker und Biologen unentbehrlich geworden, da es in sorgfältigen Einzelmonographien alles Bekannte und Wissenswerte über die Biologie, Morphologie, Anatomie, Geographie usw. der in Mitteleuropa einheimischen Blütenpflanzen zusammenstellt, wodurch es **auf der ganzen Erde einzig in seiner Art** dastehen dürfte . . . . "
„Berichte über die gesamte Biologie", Abt. A, Berlin. 9. Band, Nr. 3/4.

8 seitiger Prospekt mit ausführlichem Inhalts- und Mitarbeiterverzeichnis sowie Presseurteilen auf Wunsch kostenlos vom Verlag.

Einbanddecken (Lederrücken mit Golddruck) zu Band I. 3.Abt., der mit vorliegender Lieferung

G. psittacinus sind aber beide nach Typus I gebaut. Er stellt daher schließlich fest, daß Typ II als Variation an *G. gandavensis* auftritt, sich aber nicht feststellen lasse, ob die Variation auch bei seinen Stammeltern oder anderen wilden Formen vorkomme. A. C. Beal (11) nimmt hingegen als Stammeltern des *G. gandavensis* zwar ebenfalls *G. psittacinus* einerseits, aber anderseits *G. oppositiflorus* an. Bei dieser Art stehen aber die Blüten, wie schon der Name sagt, in einer zweizeiligen Ähre. Es erscheint mir sehr wahrscheinlich, daß diese zweizeilige Anordnung bei einem der Eltern die Ausbildung des Typ II zumindest induziert. Damit würden sich meines Erachtens auch andere Abweichungen, die nach I. Haeckel nur bei *Gandavensis*-Hybriden, niemals bei natürlichen Arten oder *Primulinus*-Hybriden auftreten, leicht erklären lassen. Sie fand bei *Gandavensis*-Formen außer den typischen einseitswendigen Ähren, bei denen die Symmetralen beider Blütenreihen entweder einander parallel laufen oder miteinander einen spitzen Winkel einschließen, auch Formen von Typ I, deren Blüten die ursprüngliche mediane Zweizeiligkeit beibehalten haben. Bei diesen wurde das Labellum (2 und 4) von den beiden vorderen Blättern des inneren Perigonkreises und dem vor ihnen liegenden, also dem abaxialen-medianen Blatt des äußeren Kreises gebildet. Die mit der Ausbildung des Labellums festgelegte Symmetrieebene der Blüte stimmt hier also mit der ursprünglichen Mediane überein und folglich erfolgt auch die Krümmung der Perigonröhre zur Horizontalstellung des Labellums in der Medianebene nach außen. Als weitere Folge fehlen hier auch die Drehungen der Internodien und der Kronröhre, die sonst die ausgeprägte Einseitswendigkeit herbeiführen. Staubblätter und Griffel liegen dem unpaaren Blatt des inneren Perigonkreises an, das hier die Oberlippen bildet[1]). Die Blütenstandsachse steht bei diesen Formen vollkommen gerade aufrecht, war also nicht wie sonst geneigt. In solchen Blütenständen treten nun ab und zu zerstreut völlig radiäre Blüten auf. Solche radiären Blüten fand Haeckel, wie auch Bateson aber auch an sonst durchgehends einseitswendigen Ähren von *Gandavensis*-Exemplaren als die unterste oder die beiden untersten Blüten der Infloreszenz. Bei solchen Blüten ist die Blumenkronröhre vollständig gestreckt; die Perigonöffnung zeigt, wie ursprünglich, nach oben und die Antheren haben die usprüngliche extrorse Stellung. Haeckel weist darauf hin, daß zwischen gekrümmter Perigonröhre und dorsiventraler Ausbildung des Kronsaumes einerseits, wie zwischen gerader Röhre und radiärem Perigon anderseits eine deutliche Beziehung bestehe. Sie weist auch darauf hin, daß diese untersten radiären Blüten auf einem Teil der Achse stehen, der bei der Entfaltung der Ähre am schwächsten und nur ganz kurze Zeit gekrümmt war, im Gegensatz zum übrigen Teil der Ähre, der stärker und längere Zeit übergeneigt bleibt.

Zum Erkennen der Ursachen der Zygomorphie der Blüten war besonders die genaue Untersuchung der Blütenentwicklung nötig. Vom Auftreten der Unterlippe an wurde diese schon von Wydler (160), Urban (188) und Bateson (11), schließlich besonders sorgfältig von Haeckel (64) beschrieben. In dem Stadium, in dem die junge Ähre die Hochblattscheide verläßt, also kurz bevor der oben beschriebene Knick in der Rhachis auftritt, sind die Blütenknospen noch vollständig grün und völlig radiär gebaut. Auch die Staubblätter haben noch ihre anlagegemäße Stellung und die Antheren sind extrors, wie bei den übrigen Iridaceen. Die Knospen sind noch ganz in den Spathen verborgen, von denen nur die dachziegelförmig

[1]) Das Diagramm, welches Bateson für Type I gibt, zeigt merkwürdigerweise ebenso eine median-dorsiventrale Blüte, obwohl er immer von dem Einseitigwerden der Ähre spricht und median zweizeilige gar nicht erwähnt, also offenbar den echten Typ I vor Augen hatte. I. Haeckel meint daher, er habe vielleicht genügend junge Blüten, bei denen das Labellum schon differenziert, die Blüte aber noch nicht horizontal gedreht und gekrümmt war, nicht untersucht.

übereinandergreifenden Deckblätter zu sehen sind. Aber schon kurz bevor die Streckung der Internodien erfolgt, beginnt die Färbung der Blüten und damit die Differenzierung des Labellums. Daraus erklärt es sich, daß Batesons Versuch mißlingen mußte, bei welchem er den Einfluß äußerer Faktoren auf die Zygomorphie der Blüten dadurch nachzuweisen suchte, daß er junge, abgeschnittene Blüten aufblühen ließ, da er notgedrungen nur ältere Knospen zu diesem Zwecke heranziehen konnte, bei denen, wie aus obigem hervorgeht, die Zygomorphie bereits eingeleitet ist. Bateson gebührt jedoch das Verdienst, zum erstenmal auf äußere Einflüsse („physical stimulus") als Ursache der Dorsiventralität geschlossen zu haben.

Sobald die Differenzierung des Labellums eingesetzt hat, beginnt auch ein verstärktes Wachstum an der dem Labellum gegenüber liegenden Seite der Perigonröhre in deren mittlerem Teil, etwa an der Stelle, an der der untere enge Teil in den trichterförmig erweiterten übergeht, wodurch die Krümmung der Perigonröhre erfolgt, die schließlich soweit führt, daß die Lippe horizontal steht. Gleichzeitig erfolgt auch eine Verdrehung der Perigonröhre, die sich an erwachsenen Blüten durch den etwas spiraligen Verlauf der Adern leicht erkennen läßt. Da durch die oben erwähnte gegensinnige Drehung der Internodien der Rhachis auch noch die Insertionen samt Deck- und Vorblättern passiv nach rückwärts verschoben werden, verlaufen schließlich die Perigonröhren von der Rückseite der Infloreszenz an der Infloreszenzachse beiderseits vorbei nach vorne, wobei die beiden Blütenreihen infolge der Drehung der Perigonröhren mit ihren Symmetrieebenen entweder parallel stehen oder unter einem Winkel von 30—50° divergieren. (Fig. 749 B und C). Fruchtknoten, Deck- und Vorblatt machen die dorsiventrale Orientierungsbewegung, wie Haeckel feststellt, nicht mit; im Gegensatz zu Eichlers und Batesons Diagrammen, wo sie nach vorne gedreht erscheinen, werden sie nur bei der Internodiendrehung passiv mitgenommen. Staubblätter und Griffel nehmen nach der Krümmung der Perigonröhre ihre charakteristische Stellung unter der Oberlippe ein. Wie diese zustande kommt, hat Troll (150) genau festgestellt.

Die verschiedene Lage der Blütensymmetrale nach Typ I, Typ II oder den — bei den Hybriden-Gladiolen vorkommenden — Zwischenformen induziert natürlich auch die Lage der Staubblätter. Immer stellen sie sich aber in ihre charaktestische Lage unter der Oberlippe zu einer Gruppe zusammen. Entsprechend den zwei extremen Möglichkeiten in der Labellumbildung gibt es auch zwei Extreme in der Staubblattlage. (Fig. 752.) Der dem Typ I angehörende Fall ist in Fig. 752 I dargestellt. Die Oberlippe wird nur aus einem Blatt des inneren Perigonkreises gebildet. Dadurch liegt der Anlage nach ein Staubblatt in der Blütensymmetrale, aber dieses oberhalb der Unterlippe, mit gegen diese gewendeter Anthere, die beiden anderen liegen ursprünglich etwa neben den Rändern der Oberlippe, ebenfalls mit nach außen gewendeten Antheren. Das mediane Staubblatt vollführt nun lediglich eine in der Symmetrieebene ablaufende, durch eine symmetrische Krümmung seiner Basis erfolgende Bewegung nach oben unter die Mitte der Oberlippe und hat dadurch bereits seine richtige sekundäre Position. Die lateralen Staubblätter führen eine einfache Torsion nach innen aus und rücken dadurch neben das mediane Staubblatt, wobei nun ebenfalls die Antheren nach unten gewendet sind. Troll nimmt als Ursache dieser, wie er sich ausdrückt, „genial einfachen Weise" zur Herstellung der zur Pollenentnahme geeigneten Lage ebenfalls eine geotropische Induktion an.

Beim Typ II verhält sich das Andröceum anders. Hier liegt das mediane (d. h. in der Blütensymmetrale mediane) Staubblatt schon in der richtigen Stellung, jedoch mit der Anthere infolge extrorser Stellung nach oben, gegen die Oberlippe gewendet. Die beiden lateralen Staubblätter liegen ursprünglich seitlich dem Labellum an, ebenfalls mit extrorsen Antheren. Nun müssen diese eine Aufwärtskrümmung ausführen, um unter die Oberlippe zu kommen, und da sie die Antheren

ursprünglich schräg nach außen und unten gerichtet haben, geht mit der Aufwärtsbewegung auch eine Torsion um ca. 120⁰ Hand in Hand, durch die die Antheren nach erfolgter Bewegung nach innen und unten gewendet sind. Das mittlere Staubblatt vollführt meist eine Torsion um 180⁰, ohne seine Lage sonst zu ändern, wodurch die richtige Lage schon herbeigeführt wird. Manchmal jedoch bleibt die Anthere in ihrer ursprünglichen Stellung. Troll nimmt an, daß die Schwerkraft bei genau vertikaler Orientierung der Blüte nicht schief auf das Staubblatt angreifen und deshalb die Torsion nicht eingeleitet werden kann. Da, wie Haeckels Versuche eindeutig erwiesen haben, die ganze Zygomorphie der Blüten ein Resultat einseitiger Schwerkraftreize ist, dürfte diese Annahme Trolls wohl ebenfalls das Richtige treffen.

Wie schon oben erwähnt, hat erstmalig Bateson einen Außenfaktor als Ursache der Dorsiventralität angenommen, der erst im Laufe der Entwicklung wirksam wird. Es wäre aber auch der Fall möglich, daß die Dorsiventralität eine innere autonome Eigenschaft der Pflanze sei, und endlich kann das Zusammenwirken einer organisationsgemäßen inneren Grundlage im Verein mit Außenfaktoren die Dorsiventralität herbeiführen.

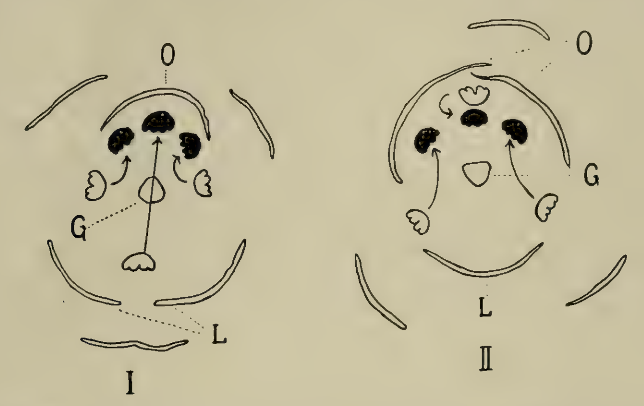


Fig. 752. *Gladiolus*, Gartenhybride, Torsion der Stamina. Querschnitte durch die geöffnete Blüte in Antherenhöhe. G = Griffelquerschnitt, L = Labellum, O = Oberlippe, I = Typus I (Labellum aus 2 inneren Perigonabschnitten), II = Typus II (Labellum aus 1 inneren Perigonabschnitt gebildet). Die ursprüngliche Lage der Antheren ist nur durch Umrisse angedeutet; schwarz ihre sekundäre Lage, in welche sie durch Krümmungen bezw. Drehungen der Filamente (durch die Pfeile bezeichnet) gebracht werden. (Nach Troll.)

Troll (150) nimmt an, daß, im Falle einer inneren Bedingtheit der Dorsiventralität, diese nicht allein an der Infloreszenz, sondern auch im übrigen Bau der Pflanze, namentlich im Bau der Knolle zu finden sein müßte, wie er es bei *Polygonatum* zweifellos feststellen konnte. I. Haeckel (64) folgte dieser Anregung und konstatierte bei ihren Untersuchungen die schon oben geschilderte Asymmetrie der Knolle der hybriden Gladiolen. Bei solchen Hybriden stellte sie nun tatsächlich „in vielen Fällen" fest, daß die heranwachsende Blütenähre sich nach der gleichen Seite krümmte, nach der auch die Knolle geneigt war; die ganze Pflanze hatte aber eine einzige Symmetrieebene. Bei *G. palustris*, bei dem schon die Knollen selten ausgeprägte Dorsiventralität zeigen, konnte sie eine deutliche Beziehung zwischen der Neigungsrichtung der Blütenstandsachse und der Symmetrieebene der Knolle nicht feststellen. Sie fand zwar, daß die Medianebene der Ähre, die die Hochblattscheide eben verlassen hat, also noch nicht einseitswendig geworden ist, senkrecht

zur Symmetrieebene der Knolle steht, doch zeigte die Entwicklung der jungen Infloreszenz, „daß die Blütenstandsmediane durchaus nicht immer von vornherein schon diese Lage einnimmt, sondern meist mit der Knollenmediane einen spitzen Winkel bildet oder mit ihr zusammenfällt". Erst später, etwa von dem Zeitpunkt an, an dem der Trieb die Niederblattscheide durchbricht, dreht sich die Blütenstandsachse allmählich, wobei jedoch bei *G. palustris* der Drehungswinkel mit nicht ganz 90° erreicht wird, „wodurch die erwähnte Abweichung zwischen Knollen- und Sproßsymmetrie zustande kommt". Aus Haeckels nicht ganz klarem Audruck scheint hervorzugehen, daß sie die Divergenz von Knollen- und Infloreszenzsymmetrie als das Wesentliche betrachtet. Meines Erachtens liegt der Kernpunkt der Frage an ganz anderer Stelle, was bei Betrachtung des Knollenbaues klar wird. Der schiefe Sitz der neuen Knolle auf der alten hat seine Ursache darin, daß die Sproßachse die terminale Verlängerung der Knollenachse darstellt; die der Erneuerung dienende Axillarknospe des obersten grundständigen Laubblattes muß daher notwendig vom Zentrum etwas verschoben liegen (Fig. 753). Je nachdem, ob diese

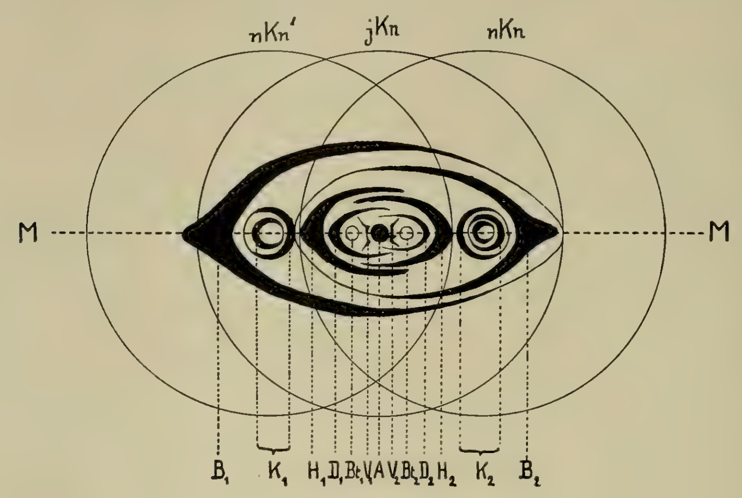


Fig. 753. *Gladiolus.* Diagramm einer ganzen Pflanze (vereinfacht). B_1B_2 = Blätter, K_1K_2 deren Axillarknospen. $H_1 H_2$ = Hoch (Stengel-) Blätter. $D_1 D_2$ Deckblätter, $V_1 V_2$ adossierte Vorblätter, $Bt_1 Bt_2$ = Blüten, A = Achse; j. Kn = Umrißlinie der gegenwärtigen Knolle, n Kn, n Kn' Umrißlinien der aus den Axillarknospen K_1 bezw. K_2 hervorgehenden nächstjährigen Knollen, die infolge der seitlichen Lage der Axillarknospen in der Medianebene M nach rechts bezw. links gegen die gegenwärtige Knolle etwas verschoben liegen. (Im Diagramm stark übertrieben.) (Original B.)

Exzentrizität der Erneuerungsknospe eine größere oder geringere ist, wird die aus ihr hervorgehende Knolle des nächsten Jahrganges mehr oder weniger schief ausfallen. Man könnte auch eventuell sogar annehmen, daß in Fällen, in denen die Knolle besonders schief ausgefallen ist, sie vielleicht gar nicht aus der Axillarknospe des obersten, sondern des nächsten Grundblattes hervorgegangen sei. Da dieses die Insertion an der Hauptkrümmung der Knolle hat, wäre diese neue Knolle sogar sehr stark exzentrisch zur alten. Bei der durch die ganzen Iridaceen auftretenden und gerade bei *Gladiolus* sehr ausgeprägten $^1/_2$-Stellung aller Blattorgane ist es doch selbstverständlich, daß auch alle Blattorgane der Infloreszenz in einer Ebene mit denen der Knolle, also auch mit den Erneuerungsknospen, liegen, oder doch, da die $^1/_2$-Stellung oft ein wenig verschoben ist, fast in einer Ebene. Die ursprüngliche Mediane der Infloreszenz muß also mit der Symmetrale der Knolle zusammenfallen. Wieso

aber erfolgt dann eine Drehung, sei sie nun 90° oder weniger? Das ist meines Erachtens der Angelpunkt der Frage nach der Dorsiventralität der Infloreszenz! Zur Annahme, daß eine einseitig bessere Ernährung, wie sie Seybold (142) an gedrehten Blättern als Ursache annimmt, auch diese Achsendrehung hervorrufe, bietet der ganze Bau der Knolle meines Erachtens keinen Anhaltspunkt. Es frägt sich sehr, ob überhaupt ein innerer Grund und nicht auch hier Außenfaktoren die Ursache seien, obwohl auch für letztere Annahme keine rechte Grundlage aufzufinden wäre. Erfolgt die Drehung auch bei *G. oppositiflorus* und den median zweizeiligen *Gandaavensis*-Hybriden? In welchem Zusammenhang steht der Knick der Infloreszenzachse mit der Drehung? Dies sind alles Kardinalfragen, aus denen die Dorsiventralität erst erklärt werden könnte, die aber noch völlig ungeklärt sind. Die Zygomorphie der Blüte, deren unmittelbare Ursache geklärt zu haben I. Haeckels Verdienst ist, ist von sekundär untergeordneter Bedeutung und sicher nur eine Folgeerscheinung der durch diese Fragen gekennzeichneten Erscheinungen.

Da auch im anatomischen Bau der Blütenstandsachse keinerlei Unterschiede zwischen Vorder- und Rückseite festzustellen waren, blieb noch zu ermitteln, ob nicht etwa in der Entwicklungsgeschichte der Infloreszenz eine innere Ursache für die Dorsiventralität zu finden sei. Eine Möglichkeit wäre in einem stärkeren Übergreifen der Deckblätter der jungen Blütenanlagen auf der einen Breitseite der Ähre zu suchen. I. Haeckel untersuchte daher zahlreiche junge Blütenstände, konnte aber nicht die geringste Abweichung von der streng zweizeiligen Anordnung, weder an den Knospen selbst, noch an deren Hochblättern feststellen. Payer (111) fand, daß bei der Entwicklung der Blütenanlagen an *G. communis* eine gewisse Förderung der Blütenrückseite auftrete, indem die beiden Höcker, aus denen die adaxialen äußeren Perigonabschnitte hervorgehen, früher auftreten, als der des abaxialen äußeren Perigonabschnittes. Sowohl Eichler (l. c.) als auch Heinricher (68) weisen auf diese Beobachtung hin und meinen, daß diese Erscheinung wohl mit der späteren Zygomorphie zusammenhängen könnte. Demgegenüber stellt aber schon Schumann (137) fest, daß einerseits die Zygomorphie erst kurz vor der Anthese auftritt, so daß eine so geringe Förderung in der Anlage keine Ursache derselben sein könne, und daß weiters die in der Anlage geförderte Seite der Blüte nicht mit dem dorsiventral beeinflußten Teil der Blüte zusammenfällt. I. Haeckel meint ganz richtig, daß, wenn Payers Beobachtung die von Eichler und Heinricher vermutete Bedeutung hätte, nur median-zygomorphe Blüten entstehen könnten. Sie stellt aber auch fest, daß die Entstehungsfolge der einzelnen Perigonteile bei weitem nicht die von Eichler und anderen früheren Autoren in sie gelegte Bedeutung habe, da sie selbst innerhalb einer Spezies schwankt. Auch im Laufe der weiteren Entwicklung eilt bald der paarige, bald der unpaare Teil des äußeren Perigonkreises dem anderen voran.

Aus diesem Fehlen einer greifbaren inneren Ursache für die Dorsiventralität zog I. Haeckel den Schluß, daß diese erst in einem sehr späten Entwicklungsstadium, sekundär durch den Einfluß äußerer Faktoren induziert werde. Sie suchte daher auf experimentellem Wege den Einfluß der in erster Linie in Frage kommenden Außenfaktoren, Licht und Schwerkraft, auf die Ausbildung der Zygomorphie zu prüfen. Als Versuchspflanzen dienten ihr in erster Linie *Gandavensis*-Hybriden und *G. palustris*, weniger *Primulinus*-Hybriden. Alle Versuche, mit Ausnahme derer am Klinostaten, führte sie im Freiland aus.

Das Licht erwies sich als völlig einflußlos. Schon an frei und ungestört wachsenden Arten und Hybriden konnte niemals eine bevorzugte Stellung der Ähren zum Licht festgestellt werden. Völliger Lichtausschluß verhinderte weder die Krümmung der Infloreszenzachse noch die Ausbildung zygomorpher Blüten. Teilweise ist allerdings diese Krümmung der Infloreszenzachse auf die Vergeilung und daher Schwächung der im Dunkel aufgewachsenen Ähren zurückzuführen. Aber auch einseitige

Beleuchtung durch einen mit einem Spalt versehenen Verdunklungszylinder blieb ohne Einfluß auf die Ausbildung der Dorsiventralitätsebene. Die Krümmung erfolgte nach irgend einer, von der Lage des Lichteinfalles ganz unabhängigen Richtung. Somit mußte die Ursache der Zygomorphie im Schwerkraftreiz zu suchen sein.

Haeckel prüfte aber auch noch, ob nicht richtende Faktoren zwischen Haupt- und Seitenachse eine Rolle spielen. Frühzeitiges Entfernen des oberhalb einer Blüte liegenden Teiles der Ähre müßte, wenn dies der Fall wäre, auf die nun oberste Blüte einen Einfluß haben. Daß bei normalen, unbeeinflußten Infloreszenzen auch die oberste Blüte nicht von den andern abweicht, erklärt sich schon daraus, daß ja auch diese niemals wirklich am Ende der Hauptachse steht, sondern stets noch von einem verkümmernden Achsenende mit meist 6—19 Blütenanlagen überragt wird. Bei den Versuchspflanzen, die sonst ganz unbeeinflußt blieben (auch nicht festgebunden waren), divergierten die Blütensymmetralen der beiden Zeilen unter einem spitzen Winkel. Die nach der Kappung der Ähre zur obersten gewordene Blüte wurde gleich den anderen Blüten dorsiventral und krümmte sich wie diese. Jedoch stand sie nicht in einer der beiden Zeilen, sondern stellte sich nun in die Winkelhalbierende des Divergenzwinkels der beiden Zeilenebenen ein, zeigte aber deutlich die Tendenz der Blüten, ihre Symmetrie in eine zur ursprünglichen Mediane senkrechte Ebene zu bringen. In diesem Falle kann also die Dorsiventralität und Krümmung der Blüte nicht als Korrelation zwischen Hauptachse und Seitenblüte aufgefaßt werden.

Dagegen war bei einer Pflanze mit median-dorsiventralen Blüten und einer von Anfang an aufrechten Blütenstandsachse die durch Kappung des Ährenendes zur obersten gewordene Blüte radiär ausgebildet und stand absolut lotrecht. H. meint, dieser Fall stehe keineswegs in Widerspruch mit dem ersten Falle, widerspricht sich aber fast gleichzeitig selbst, indem sie diesen Fall als „eine Folge der aufrechten Blütenstandsachse und der durch die Entfernung des oberhalb befindlichen Infloreszenzteiles bedingten[1]) völlig vertikalen Stellung der betreffenden Blüte" erklärt, und weist auf die Tatsache hin, daß bei solchen median-dorsiventralen Ähren auch sonst gelegentlich radiäre Blüten auftreten. Später (S. 59) zeigt sie allerdings, wie sie dies meint, daß vielfach bei solchen median dorsiventralen — besser gesagt zweizeiligen — Ähren vielfach die eine oder andere Blüte zufällig von vornherein zur Blütenstandsachse parallel steht, während die meisten einen, wenn auch sehr spitzen Winkel einschließen. Bei den zur Blütenstandsachse parallelen Blüten fällt die einseitige Schwerkraftwirkung fort, was zur radiären Ausbildung führt.

Meines Erachtens ist gerade dieser Versuch — allerdings nur im Zusammenhang mit dem erbrachten Nachweis eines Einflusses der Schwerkraft auf die Zygomorphie der einzelnen Blüte — überaus aufschlußreich. Und zwar durch folgende Überlegung. Steht die Blütenstandsachse dauernd vollkommen vertikal, so kann die Schwerkraft naturgemäß nur dann angreifen, wenn die Blütenknospen zumindest etwas geneigt stehen. Dies ist aber beim median zweizeiligen Blütenstand meist tatsächlich der Fall, solange die Achse über der Blüte verlängert ist. Die einzelne Blüte hat die Tendenz, sich lotrecht zu stellen, wodurch sie dem Einfluß der Schwerkraft ganz entgeht und radiär werden kann. Fehlt das ober ihr liegende Achsenstück infolge Kappung, so wird sie daran nicht gehindert. Anders jedoch, wenn sie im Verbande der Ähre steht. Durch die Kürze des Blütenstieles und das dazwischen gelegte adaxiale Vorblatt hat sie neben der Rhachis nicht ganz Platz, sich aufzurichten, und wird von dieser in die Schräglage abgedrängt. Sie muß daher zygomorph werden. Die Hauptachse hat also einen Einfluß auf die Ausbildung der Zygomorphie.

[1]) Von mir gesperrt!

Da aber die Schräglage in der Mediane bleibt, werden die median außen liegenden Perigonabschnitte zur Lippe. Das Auftreten radiärer Blüten innerhalb der Ähre solcher zweizeiligen Blütenstände läßt sich dann vielleicht dahin erklären, daß bei einzelnen Blüten der Blütenstiel hinreichend lang ist, um der Blüte eine Aufrichtung zu erlauben. Eine andere Erklärung könnte auch darin zu finden sein, daß auch diese Blütenstände nicht stabgerade sind (wie an der darauf bezüglichen Abb. 32, S. 43, von *G. gandavensis* hybr. bei Haeckel deutlich zu erkennen ist), was zur Folge haben kann, daß die Blüten der einen Seite passiv vertikal gestellt werden und daher radiär werden. Schon das Auftreten von zwei übereinander liegenden radiären Blüten derselben Zeile in der genannten Abbildung bestärkt mich in dieser Ansicht, obwohl eine genaue Überprüfung der Achsenkrümmungen nach der Abbildung nicht möglich ist.

Diese Tatsache, daß der Widerstand und die Stellung der Infloreszenzachse überhaupt, einen beträchtlichen, modifizierenden Einfluß auf die Zygomorphie der Blüte haben kann, ist aber für die Erklärung der Zygomorphierichtung von ausschlaggebender Bedeutung. Bei der gekappten Infloreszenz eines normalen Blütenstandes wirkt natürlich derselbe Einfluß auf die nun oberste Blüte wie auf alle anderen, da hier ja die Neigung der gesamten Infloreszenz die Richtung der Schwerkrafteinwirkung festlegt. Und doch ist auch hier die Achse wesentlich beteiligt, jedoch das unter jeder einzelnen Blüte liegende Internodium. Sein Verhalten legt nämlich meines Erachtens erst die Lage der Symmetrieebene jeder Blüte, und damit des Labellums fest. Beim normalen Fall, bei dem die Hauptachse vornüber geneigt ist, müßte, bei der streng zweizeiligen Anlage der Infloreszenz, die Schwerkraft senkrecht zur Mediane angreifen (im Diagramm gedacht); also bei Fig. 749 A in einer Richtung, die rückwärts zwischen dem lateralen inneren Perigonblatt 4 und dem lateralen äußeren 5 durchgeht, dann durch die Mitte der Blüte und wieder vorne zwischen 2 und 1. Demnach müßte das Labellum aus den Abschnitten 1 und 2 gebildet werden, was erfahrungsgemäß niemals eintritt. Erfolgt jedoch vor der Perzeption des Schwerkraftreizes schon die Drehung des Internodiums unterhalb der Blüte nach rückwärts, dann werden passiv die Blätter 2, 1 und 6 tatsächlich in die zur Schwerkraftrichtung untere Lage gebracht und werden nun zur Lippe, denn Schwerkraftrichtung und Symmetrale der Blüte liegen nun in einer, zur ursprünglichen Mediane senkrechten Ebene. Die Entstehung von Typ I ist somit zwanglos erklärt. Es ist demnach offenbar, daß die Drehung der Internodien nicht zugleich mit der Ausbildung des Labellums erfolgen kann, sondern dieser, wenn auch vielleicht nur um ein Geringes, vorausgeht. Dabei kann man wohl mit Sicherheit annehmen, daß auch die Drehung der Internodien eine Reaktion auf den Schwerkraftreiz ist, der seinerseits, wie schon oben betont wurde, nur durch den am Grunde der Infloreszenz auftretenden Knick zur Geltung kommen kann. Wesentlich ist dabei zu beachten, daß die Rhachis so stark zick-zack-artig gebogen ist, daß die Blütenachse — vor Auftreten jeglicher Krümmung der Blüte — stets die geradlinige Fortsetzung des betreffenden Internodiums bildet und von dem darauffolgenden in keiner Weise gestört oder beengt wird. (Fig. 754.)

Bei der Entstehung von Typ II ist dies nämlich nicht der Fall. Hier ist die Infloreszenzachse ziemlich gerade gestreckt — wohl ein Erbe des median zweizeiligen Elters *G. oppositiflorus*, weshalb Typ II stets nur an *Gandavensis*-Hybriden auftritt — und infolgedessen wird geradeso, wie wir es oben bei den median zweizeiligen Formen beobachteten, die junge Blüte von dem über ihr liegenden Internodium beiseite geschoben und schief gestellt. Die Folge davon ist, daß die Schwerkraft wie bei den median zweizeiligen Formen in der Richtung der ursprünglichen Mediane angreift. Gleichzeitig wirkt sie aber zufolge der Neigung der ganzen Blütenstandsachse auch senkrecht zur Mediane. Es resultiert aus diesen beiden Kraftkomponenten ein Kräfteparallelogramm, dessen Resultierende eben durch das

obere äußere Perigonblatt 5 und das untere innere Perigonblatt 2 verläuft. Infolgedessen muß der vordere innere Abschnitt 2 zum einfachen Labellum werden. (Fig. 755.) Die verschiedenen vorkommenden Intermediärformen zwischen Typ I und Typ II erklären sich ebenfalls zwanglos durch eine geringere oder stärkere Abdrängung der jungen Blüte infolge stärkerer oder schwächerer Hin- und Herbiegung der Rhachis. Es ist schade, daß I. Haeckel dieses wertvolle Resultat ihres Kappungsversuches gar nicht bemerkte (B.)

Den hier schon vorausgesetzten Einfluß der Schwerkraft auf die Labellumbildung suchte I. Haeckel auf verschiedene Art nachzuweisen. Die ersten Versuche beruhten auf mechanischer Beeinflussung der Schwerkraftwirkung. Bei all diesen Versuchen waren die Blütenstandsachsen von dem Augenblick an, da die junge Infloreszenz die Hochblattscheide verläßt, vertikal aufgebunden. Sobald es nach der Loslösung aus dem dichten Ährenverband möglich war, wurden junge Blüten eingegipst, um die Krümmung der Perigonröhre zu verhindern. Dies hatte aber nur zur Folge, daß die Kronröhre zunächst aus der Eingipsung hervorwuchs und sich dann doch krümmte, wenn nicht der Gips überhaupt einfach gesprengt wurde. Weiter versuchte sie durch gleichzeitiges Einspannen der Blüten zweier Zeilen zwischen zwei Brettchen, die dem Wachstum entsprechend verschoben werden konnten, einen Einfluß auszuüben. Nun unterblieb zwar die Krümmung, aber die Blüten wurden doch dorsiventral. Sie schließt daraus, daß nicht die Krümmung die Ausbildung des Labellums veranlaßt, sondern umgekehrt. Ich glaube aber wohl, daß auch das Labellum nicht die Krümmung auslöst, sondern einfach beides parallellaufende Reaktionen sind, die, unabhängig voneinander, auf den gleichen Schwerkraftreiz erfolgen. H. führt den Mißerfolg dieser Versuche auch darauf zurück, daß solche mechanischen Beeinflussungen sich niemals exakt durchführen lassen, weil die Pflanzen ungeheuer rasch wachsen, so daß trotz des Festbindens der obere Teil der Ähre innerhalb weniger Stunden über die letzte Fixierungsstelle hinauswachsen und doch überhängen und dem Schwerkraftreiz unterliegen, und weiters, weil die Knospen erst zu einer Zeit so weit isoliert sind, daß sie für den Versuch

Fig. 754. *Gladiolus atroviolaceus*, Biegung der Blütenstandsachse. A Ansicht senkrecht zur Krümmungsebene der Achse. Die Krümmung unter der untersten Blüte ist sehr ausgeprägt. B Ansicht in der Krümmungsebene. Alle Früchte (außer III) liegen genau in parallelen Ebenen (gestrichelte Linien), die auch zur Krümmungsebene parallel stehen. (Original B.)

zugänglich sind, zu der auch schon die Färbung und Differenzierung des Labellums eingesetzt hat.

Auf einen Einfluß der Schwerkraft ließ hingegen deutlich ein Versuch mit horizontal fixierten Blütenstandsachsen schließen. Bei diesem Versuch richteten sich alle Blüten senkrecht zur Hauptachse auf, wobei das Labellum nach vorne gegen das Achsenende zeigte, also an dem durch die Horizontalstellung nach unten gelegenen Perigonteil entstanden war.

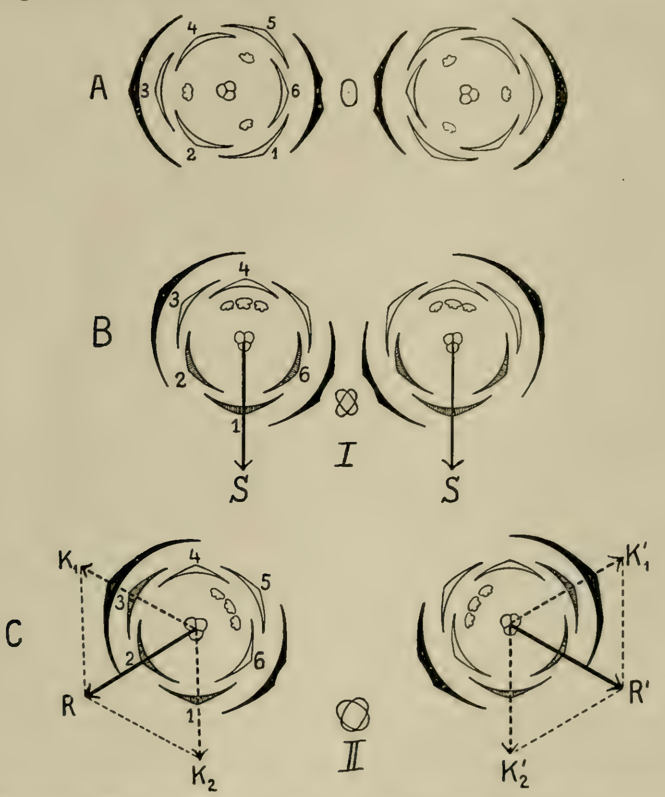


Fig. 755. Diagramm der Kräfteverteilung, die zur Bildung der Labellumtypus I bezw. II führt. A Ein Blütenpaar in der Anlage. B bei dünner Rhachis wirkt nach der Knickung derselben die Schwerkraft nur in einer Richtung (S, S); es entsteht Typus I; C bei dicker, gestreckter Rhachis werden die Blüten noch schräg nach außen gedrängt. Die Schwerkraft greift nun in zwei Komponenten K_1 und K_2 (bezw. K_1', K_2') an, deren Resultierende R, (R') nur durch ein inneres Perigonblatt (2) geht. Es entsteht Typus II. (Original B.)

Den endgültigen Nachweis der Schwerkraftwirkung konnte H. endlich durch Klinostatenversuche und inverse Aufhängung erreichen. Sie kalkulierte, daß, wenn z. B. die Krümmung der Perigonröhre auf geotropischer Reaktion beruhte, diese bei allseits gleicher Einwirkung des Schwerereizes an der horizontalen Klinostatenachse ausbleiben würde, während bei von vornherein gegebener einseitiger Wachstumstendenz auch die kontinuierliche Drehung ohne Einfluß bleiben werde. *Gladiolus*-Hybriden waren für den anfangs benützten kleinen Klinostaten zu schwer — sie riefen Unregelmäßigkeiten im Gang hervor — und vertrugen die Gewächshausluft nicht. *G. palustris* zeigte sich jedoch für die Versuche sehr geeignet.

Die normale Blüte dieser Art (Fig. 747) ist hellkarminrot gefärbt. Die Blätter des Labellums, namentlich die des inneren Kreises, haben ein Saftmal

in Form eines kräftigen, in der Mitte verbreiterten weißen Streifens längs der Mittellinie, der von einem dunkelpurpurnen Rautenfeld eingeschlossen wird. Das Labellumblatt des äußeren Perianthkreises hat die gleiche Zeichnung schwächer ausgebildet; bei ihm fehlt mitunter der weiße Strich im roten Feld, und dieses ist schmäler und kürzer. Die am Labellum beteiligten inneren Perigonblätter sind schmäler als die übrigen Perigonblätter und liegen näher nebeneinander. Hingegen sind die drei übrigen Perigonblätter breit und im Gegensatz zu denen des Labellums gewölbt, ganz besonders das den Gaumen bildende mittlere, unter welchem Antheren und Griffel liegen.

Mitte März, also zu einer Zeit, da die Niederblattscheide eben erst aus dem Boden hervorgebrochen war, wurden die Knollen in Töpfe verpflanzt. Im April kamen sie ins Gewächshaus, und 6—8 Wochen vor der Anthese, Mitte Mai, auf die horizontale Klinostatenachse. Die jungen Infloreszenzen waren zu dieser Zeit erst durchschnittlich 3 cm lang und ganz von den Laubblättern eingeschlossen. Eine geotropische Beeinflussung konnte also in diesem Stadium noch nicht stattgefunden haben. Später, durch die Resultate der Versuche, zeigte sich, daß es genügt hätte, wenn die Pflanze erst kurz vor dem Hervorbrechen der Ähre aus der Hochblattscheide auf den Klinostaten gebracht worden wären. Der Klinostat machte 10 Umdrehungen in der Stunde. Die Blütenstandsachsen wurden während des starken Längenwachstums — sie wurden ca. 70 cm lang — durch eine Schnur, die immer nachgespannt wurde, gestrafft erhalten. Die Pflanzen gediehen gut, wurden nur länger als Freilandexemplare, fruktifizierten aber so reich wie diese.

Es zeigte sich nun bei der Anthese der Blüten am Klinostaten, daß bei allen, bis auf eine Blüte, das ganze äußere Perigon, von dem ein Blatt sonst am Labellum beteiligt ist, radiär ausgebildet war. Im inneren Perigonkreis traten alle Übergangserscheinungen vom zweifachen Labellum bis zu dessen vollständigen Verschwinden auf. Haeckel gibt folgende Tabelle, aus der die Verteilung der Typen auf die einzelnen Exemplare am besten zu ersehen ist.

Topf	Pflanze	Blüte völlig dorsiventral	b. gleichförm. ä. P. 2-fach. Lab.	1-fach. Lab., d. 2 anderen Bl. d. i. P. verschieden groß und verschieden gezeichnet	1-fach. Lab., d. 2 anderen Bl. d. i. P. gleich groß, Zeichnung oft verschieden stark	Blüte radiär	Anzahl der Blüten pro Pflanze
I	a	—	—	1	3	2	6
	b	—	5	—	1	—	6
	c	—	—	2	3	—	5
II	a	—	—	—	5	4	9
	b	—	—	1	2	3	6
III		—	—	3	3	2	8
IV	a	—	2	1	4	—	7
	b	—	—	2	2	—	4
V	a	1	—	—	1	1	3
	b	—	—	—	2	3	5
Anzahl in Stück		1	7	10	26	15	59
				36			
Anzahl in Prozenten		1,7 %	11,9 %	61 %		25,4 %	

Abkürzungen: ä. P. = äußeres Perigon, i. P. = inneres Perigon, Bl. = Blätter,
2-fach Lab. = 2 Blätter des inneren Perigons als Labellum ausgebildet,
1-fach Lab. = 1 Blatt des inneren Perigons als Labellum ausgebildet.

Es war also unter 59 Blüten der 10 Pflanzen nur bei einer einzigen der dorsiventrale Typ ganz erhalten, bei 7 Blüten waren zwei Blätter des inneren Perigons als Labellum ausgebildet. Von den 36 Blüten, in denen nur ein Blatt des inneren Perigons die Form und Zeichnung des Labellums aufwies, waren bei einem Drittel die beiden anderen untereinander verschieden nach Form und Zeichnung, indem das größere meist keine Zeichnung oder nur einen schwachen Strich, das kleinere einen stärkeren dunkelpurpurnen Strich hatte. Der Labellumcharakter des zweiten inneren Perigonblattes war hier also nur mehr angedeutet und damit eine Übergangsblütenform entstanden, wie sie in den oben erwähnten intermediären Blüten mancher *Gladiolus*-Hybriden schon natürlich auftritt. Bei zwei Dritteln glichen die beiden anderen Blätter des inneren Kreises einander völlig in der Form, die Strichzeichnung war meist verschieden stark. Bei einigen dieser Blüten mit einfachem Labellum hatte



Fig. 756. *Gladiolus palustris.* Radiäre Blüten am Klinostaten. (Originalaufnahme I. Haeckel).

Fig. 757. *Gladiolus palustris.* Pflanzen am Klinostaten. Die radiären Blüten haben sich deutlich in der ursprünglichen Mediane entfaltet. (Originalaufnahme I. Haeckel.)

dieses eine neue Blütensymmetrie veranlaßt in der Weise, daß die beiden anderen Blätter des inneren Kreises mit dem dazwischen liegenden des äußeren sich zu einer Oberlippe formten; es war also eine Blüte vom Typ II entstanden, jedoch ohne Beteiligung der entsprechenden äußeren Perigonblätter am Labellum. Man konnte dabei deutlich beobachten, daß die Saftmalzeichnung mit der schmalen, flachen Form des betreffenden Perigonabschnittes in engem Zusammenhang steht, und umgekehrt die breite, gewölbte Form mit vollständigem Fehlen oder nur schwacher Andeutung einer farbigen Zeichnung zusammenhängt. Die untereinander vollkommen gleichartigen Blätter des inneren Perianthkreises der radiär ausgebildeten Blüten sind stärker gewölbt, länger und namentlich breiter als die des äußeren Perigonkreises. (Fig. 756, 757.) Dadurch ist eine radiäre Blüte tatsächlich größer als eine normale, zygomorphe. Die inneren Perigonblätter besitzen längs der Mittellinie einen feinen, dunkelpurpurnen Strich, der den äußeren Abschnitten fehlt. Aus ihm entsteht offenbar bei einseitiger Schwerkrafteinwirkung das Saftmal des Labellums. Es ist also unverkennbar, daß zwischen Schwerkraft und Farbstoffverteilung ein Zusammenhang besteht, der sich dahin äußert, daß bei allseitig gleich-

mäßiger Schwerkrafteinwirkung überhaupt eine viel geringere Menge von Anthocyan gebildet wird, die, durch den Mangel irgend einer Richtwirkung, noch dazu in allen drei inneren Perigonabschnitten verteilt werden muß, statt sich einseitig in zwei Blättern zu konzentrieren. I. Haeckel weist in diesem Zusammenhang auf die Untersuchungen hin, die zuerst von Kraus (91) und in neuester Zeit von Warner[1]) publiziert wurden und denen zufolge eine deutliche Differenz in der Zuckerverteilung in geotropisch gereizten Pflanzenteilen festzustellen ist, indem diese in der Unterseite einen höheren Zuckergehalt aufwiesen als in der Oberseite. Man kann wohl annehmen, daß diese Erscheinung mit der Vermehrung der Anthocyanmenge in den unteren Perigonblättern von geotropisch gereizten *Gladiolus*-Blüten zusammenhängt, da die Anthocyane glykosidisch gebundene Farbstoffe sind, d. h. durch Zusammentritt von Glukose und Alkohol — richtiger in diesem Falle von Glukose mit einem basischen Phenol mit Farbstoffcharakter — gebildet werden. Haeckel weist darauf hin, daß über die quantitativen Beziehungen zwischen Reizdauer und der Bildung und Verteilung des Farbstoffes noch eine spezielle Untersuchung mit allen Methoden der Reizphysiologie und Mikrochemie ausgeführt werden müßte.

Die Krümmung der Perigonröhre, die doch bei normalen Blüten oft fast rechtwinklig wird, unterblieb bei den radiären Blüten vollständig, sodaß die Blüten beider Zeilen vollständig in einer Ebene lagen, also die median zweizeilige Anordnung vollständig erhalten blieb. (Fig. 757.) Es scheint also, was Haeckel nicht eigens anführt, aber nach dem eben oben Gesagten sehr wesentlich ist, daß auch die Verdrehung der Internodien mehr oder weniger unterblieben ist. An den intermediären Blüten war die Krümmung der Kronröhre doch sehr stark abgeschwächt.

Hingegen zeigte sich bei den Staubgefäßen in intermediären Blüten, daß deren Stellung mehr zur stärkeren oder schwächeren dorsiventralen Ausbildung neigten, daß also das Gleichgewicht zugunsten dieser Richtung verschoben war. Nur in radiären Blütenständen liegen Staubblätter und Griffel in der anlagegemäßen Anordnung in der Mitte der Blüte mit extrorsen Antheren.

Daß nur ein Teil der Blüten radiär wurde, führt Haeckel darauf zurück, daß bei der ca. 70 cm betragenden Länge der Ähren und deren starkem Wachstum ein zeitweiliges Durchhängen der Ähren nicht zu vermeiden war, obwohl die Spannung in kurzen Zeitabständen nachgeregelt wurde. Eine automatische Spannungsregelung durch ein Gewicht wurde bei diesen Versuchen deshalb nicht angewandt, da sonst nur eine Pflanze in jedem Topf hätte gehalten werden können. Die den Schwankungen in der Regulierung am meisten (natürlich auch am häufigsten) ausgesetzten jüngsten Blüten zeigten auch die stärkste Annäherung an die dorsiventrale Form. Die radiären Blüten traten immer im mittleren Teil der Ähre auf.

Auch ein Inversionsversuch mit durch ein Gewicht gestraffter Ähre wurde von I. Haeckel ausgeführt. Von den 16 Blüten zweier Ähren besaßen zwei die ursprüngliche Dorsiventralität mit zweifachem Labellum, 11 Blüten ein einfaches Labellum. An drei Blüten war die Lage der Symmetrieebene so, als wenn ein einfaches Labellum vorhanden wäre; das Labellum war aber doppelt, nur war die Zeichnung eines Labellumblattes des inneren Kreises etwas abgeschwächt. Das Labellum wurde aus allen Blüten von dem am tiefsten liegenden Abschnitt des inneren Perigonkreises gebildet, also infolge der inversen Lage von dem median hinteren (6) Blatt des inneren Kreises. (Fig. 758.) Auch aus dieser Tatsache geht (m. E.) der Einfluß des Knickes in der Blütenstandsachse auf die Ausbildung des Typus I hervor. Durch sein Ausbleiben oder seine Unwirksamkeit beim Inversionsversuch wurde das Labellum in der überwiegenden Mehrzahl der Blüten einfach,

---

[1]) Warner, Th. Über den Einfluß der geotropischen Reizung auf den Zucker- und Säuregehalt von Sprossen. Jahrb. f. wiss. Bot. 68, 1928.

was eigentlich das Wesentliche im Charakter des Typ II ist, wenn wir von der Lage der Symmetrie absehen. Daß diese meine Ansicht richtig ist, beweist besonders eine Blüte aus Haeckels Inversionsversuch, bei der auf beiden, dem einfachen Labellum benachbarten Blättern des äußeren Perigonkreises ein feiner dunkler Strich auftrat. H. stellt selbst fest, daß, wenn dieser Strich sich zu einer regulären Labellumzeichnung vervollständigen würde, eine Blüte vom Typ II erschienen wäre, die sich vom gewöhnlichen Typ II nur darin unterschieden hätte, daß nicht einer der vorderen Abschnitte des inneren Perigons, sondern der unpaare adaxiale am Labellum beteiligt wäre. Es kommt aber doch auch bei *Gandavensis*-Hybriden mit einfachem Labellum — also Typ II — vor, daß nur das Labellumblatt des inneren Kreises ein Saftmal trägt. Meines Erachtens könnten wir alle Blüten, die ein einfaches Labellum hatten, also 12 bei diesem Versuch, ohne weiteres dem Typ II gleichstellen, natürlich immer unter Außerachtlassung der Lage der Symmetrieebene der Blüte. In dem von Haeckel abgebildeten Inversionsversuch (Fig. 758) stehen die Blüten der beiden Zeilen bis auf die drei letzten nicht in einer Ebene. Sie führt diese Tatsache aber selbst nur darauf zurück, daß das angehängte Gewicht nicht schwer genug gewesen war, „um im oberen kräftigeren Teil der Blütenstandsachse eine leichte Drehung der Internodien zu verhindern"; daß diese Verhinderung der Internodiendrehung eigentlich in der Verhütung einer Knickung der Infloreszenzachse bestanden haben würde, ist in diesen Worten nicht ausgedrückt, doch dürfte sie es selbst so verstanden haben. Alle Blüten des Inversionsversuches hatten im Gegensatz zu denen aufrechter Pflanzen eine gerade gestreckte Perigonröhre, was sich daraus erklärt, daß sie von vornherein nicht über der Horizontalen lag. Diese Tatsache zeigt aber, daß die Ruhelage des Labellums nicht auf die Horizontale beschränkt ist, sondern auch noch den Winkel von — 50° einnehmen kann.



Fig. 758. *Gladiolus palustris*. Inversionsversuch. Bei den Blüten in seitlicher Ansicht ist das Fehlen der rechtwinkligen Krümmung der Perigonröhre erkennbar. (Originalaufnahme I. Haeckel).

Blütenbiologie. Kirchner[1]) rechnet die Bestäubungseinrichtung von *Gladiolus* zum nototriben Typus der zygomorphen, weitröhrigen Hymenopteren-Blumen Ihrer Größe zufolge sind die *Gladiolus*-Blüten zweifellos an große Apiden, also Hummeln, angepaßt und in der Tat wurden solche auch bei den verschiedensten Arten wiederholt als Bestäuber beobachtet, wie im speziellen Teil gezeigt werden soll, und anderseits liegen auch Beobachtungen über vergebliche Besuche kleiner Bienen vor.

Die Blüten aller Arten sind ausgeprägt protandrisch. Während sich die Antheren gleich nach dem Erblühen öffnen und ihren goldgelben Pollen auf der Unterseite freigeben, bleiben die drei kurzen, länglich lappenförmigen bis mehr oder weniger eingerollten Narbenäste, in die sich der lange gebogene Griffel an seinem

[1]) Kirchner, Blumen und Insekten, Leipzig u. Berlin 1911.

Ende zerteilt, noch dicht aneinandergepreßt. Der Griffel selbst ist in diesem Stadium meist noch unter der Oberlippe verborgen, so daß einfahrende Insekten mit den Narben gar nicht in Berührung kämen, selbst wenn die Lappen schon ausgebreitet wären. Erst nach der Ausbreitung der Narbenlappen, die an ihrem Rande die Narbenpapillen tragen (Fig. 759), neigt der Griffel sich mit dem Ende abwärts und die Narbe stellt sich nun den Besuchern entgegen.

Wolff (158) stellte verschiedene Versuche mit Staubblättern von *Gladiolus*-Gartenformen an, die die Beeinflußbarkeit des Zeitpunktes, an dem die Antheren sich öffnen, durch verschiedene Faktoren prüfen sollten. Zunächst wurden zwei Staubblätter einer Blüte an deren Verwachsungsstelle mit der Blumenkrone abgeschnitten. Die Blüte mit dem dritten Staubblatt und die beiden abgeschnittenen Staubblätter ließ er an der Zimmerluft liegen. Nach 19 Stunden war von den beiden abgetrennten Staubblättern eines etwas geöffnet, das andere noch ganz geschlossen. Das in der Blumenkrone verbliebene Staubblatt begann ebenfalls die Anthere zu öffnen. Nach $41^1/_2$ Stunden waren alle Antheren gleichmäßig geöffnet.



Fig. 759. *Gladiolus segetum.* Narbenpapillen. (Nach einer Skizze Kirchners).

Von einer anderen Blüte wurde ein Staubblatt mit einer Pinzette eingekniffen. An der Luft liegen gelassen waren nach 19 Stunden alle Antheren gleichmäßig geöffnet. Auch Wasser, Zuckerlösung und Glyzerinlösung hatten keinen Einfluß auf den Zeitpunkt des Öffnens.

Von drei weiteren Blüten präparierte Wolff je eine Anthere ohne Filament und ein ganzes Staubblatt heraus. Alles übrige blieb im Zusammenhang. Das Aufspringen der Antheren je einer Blüte erfolgte gleichmäßig rasch. Auch bei einem gleichartigen Versuch in der feuchten Kammer wurde kein anderes Ergebnis erzielt.

Beachtenswert ist, daß bei *G. segetum* von Kerner (Manuskript) Heterostylie festgestellt wurde. Soviel aus den Manuskripten zu entnehmen ist, scheint Kirchner diese Beobachtung nachgeprüft und bestätigt zu haben. Bei der langgriffeligen Form ist das Staubblatt ca. 26 mm lang, der Griffel mit den Narben 41 mm. Da die Staubblätter höher als der Griffel inseriert sind, überragt er die Antherenspitzen aber nur um 6 bis 8 mm. Infolge der horizontalen oder schräg aufrecht abstehenden Stellung der Blüten ist infolgedessen Selbstbestäubung unmöglich. Da sich aber der Griffel etwas über dem Rücken der drei Staubgefäße herabneigt, wird die Narbe zur Zeit der Konzeptionsfähigkeit so tief gestellt, daß Fremdbestäubung besonders gefördert erscheint. Nur dann könnte allenfalls Selbstbestäubung eintreten, wenn er gegen Ende der Anthese sich immer tiefer neigt und schließlich zwischen den, am Ende der Anthese etwas auseinander tretenden, Antheren durchsinkt und so mit den Narben auf die konkave Seite der unteren Perigonabschnitte zu liegen kommt. Diese Perigonabschnitte sind immer mit Pollen bestreut, der aus den Antheren ausgefallen ist, und da sie nach außen abschüssig sind, kollert der Pollen in der konkaven Linie gewöhnlich noch über die Stelle, auf die er ursprünglich abgefallen ist, hinaus, oder auch wird er von besuchenden Insekten noch weiter verstreut. So kann die Narbe noch mit eigenem Pollen, der auf den Petalen liegt, belegt werden, doch bezeichnet Kerner diese Möglichkeit als problematisch.

Die kurzgrifflige Form hat hingegen 38 mm lange Staubblätter und nur 37 mm lange Griffel, infolgedessen überragen die Narben die Antherenspitzen nicht. Wird die Narbe konzeptionsfähig, so breitet sie ihre drei löffelförmigen, am Rande mit Papillen besetzten Lappen auseinander, der Griffel krümmt sich etwas mehr nach

abwärts und die Narbenzipfel schieben sich zwischen die Spitzen der noch pollenbedeckten Antheren ein. Dabei streifen sie unfehlbar mit den Papillen Blütenstaub von den Antheren ab. Hier ist also die Selbstbestäubung zum Normalfall geworden, die Fremdbestäubung hingegen durch die ungünstige Lage der Narben sogar erschwert.

Bei der mittelgriffeligen Form von *G. segetum* überragt die Narbe die Antherenspitzen um einen Millimeter. Sie ist nach Kerner für beide Bestäubungsarten recht ungünstig. Für Fremdbestäubung sinkt sie zu wenig vor den Blüteneingang, und Selbstbestäubung könnte nur nach Art der langgriffligen Form stattfinden, in dem die Narbe auf die pollenbedeckten Perigonabschnitte des Labellums sinkt, da die Narbenlappen schon zu weit über die Antherenspitzen vorragen. Hummeln von über 1 cm Körperdurchmesser führen aber doch ohne weiteres Fremdbestäubung aus.

An derselben Art beobachtete Delpino auch rein weibliche Blüten.

Ob diese Erscheinung der Heterostylie bei *Gladiolus* weiter verbreitet ist, bleibt noch zu untersuchen.

Selbstbestäubung scheint aber bei dieser Gattung eine häufige, ja regelmäßige Erscheinung zu sein, da I. Haeckel im Bericht über ihre Klinostatenversuche mit *G. palustris* betont, daß die am Klinostaten — also im Gewächshaus — befindlichen Individuen zwar länger wurden als die Freilandexemplare, „aber genau so reichlich wie diese“ fruktifizierten. Es ist nicht anzunehmen, daß eine andere als Selbstbestäubung die Befruchtung bewirkt haben kann, da die Pflanzen ja nicht schon nach dem Erblühen der ersten Blüten ins Freiland gekommen sein können, sondern sicher, wenn Haeckel auch darüber keine Bemerkung macht, frühestens gegen Ende der Gesamtanthese. In diesem Stadium wäre es aber für die untersten Blüten der Infloreszenz schon zu spät. Wenn die Ähre aber „genau so reichlich“, wie bei Freilandpflanzen, die stets — nach meinen Beobachtungen im Wiener botanischen Garten — sehr reich Früchte tragen, fruktifizieren, kann nur Selbstbestäubung angenommen werden.

Für blütenbesuchende Insekten sind die Blüten aber, abgesehen von der lebhaften Farbe und der Saftmalzeichnung, auch durch ihre reiche Nektarproduktion verlockend gemacht, wenn auch nur ziemlich langrüsselige Immen den, nur durch zwei, zwischen der Basis der drei Staubblätter freigelassene Saftlöcher zugänglichen Nektar ausbeuten können. (Fig. 760.)

Die Nektarsekretion erfolgt, wie schon Graßmann (63) feststellte und später Schniewind-Thieß (133) durch seine ausführlichen Untersuchungen bestätigte, sehr ähnlich wie bei *Crocus* aus Septalnektarien; sie erfolgt aus drei in der Verwachsungslinie der Carpiden gelegenen Spalten und den an sie anschließenden drei äußeren, an der Basis des Griffels in den Septen gelegenen Fugen. Nach Graßmann allerdings steigt der Ausflußkanal im Griffel in die Höhe, so daß der Nektar am Griffel herabfließt. Möglicherweise liegt hier aber eine Täuschung Graßmanns vor, die dadurch entstand, daß auch die Nektarfugen an der Griffelbasis selbst sezernieren; der aus ihnen entspringende Nektar fließt natürlich am Griffel herab. Die Nektarspalten beginnen nach Schniewind-Thies in der Gegend der Anheftung der obersten Samenanlagen in den hier bauchig aufgetriebenen Plazenten. Die Spalten sind von der Basis bis zur Mündung einfach und gerade (Fig. 761 A) und münden am Grunde von Griffel und Perigonröhre. Die Sekretion erfolgt durch Abheben und Sprengung der Kutikula. Der sehr süße Nektar wird so reichlich abgeschieden, daß er in der Perigonröhre, deren röhrenförmiger basaler Teil zur Bergung von Nektar vorzüglich geeignet ist, bis zur Anheftungsstelle der Staubblätter emporsteigt. (Fig. 761 B.)

Die Epidermis der Nektarspalten besteht aus mehr oder weniger regelmäßigen, kutikularisierten Prismenzellen. Den Außenwänden dieser Prismenzellen liegt bei

Gladiolus, im Gegensatz zu *Crocus*, eine sehr breite, stark lichtbrechende sekundäre Schicht an. Das subepidermale Sekretionsgewebe besteht aus kleinen polyedrischen oder rundlichen Zellen. Es ist sehr kräftig entwickelt, bei *Gladiolus* neun Zellreihen breit. Alle Zellen sind sehr plasmareich. In der Umgebung der Nektarien sind reiche Stärkemengen aufgespeichert. Schon in jungen Knospen fand Schniewind-Thies in der Umgebung der Nektarien Stärkeansammlungen. Daß aber nach Erwärmen mit Fehling'scher Lösung auch in den stärkefreien Zellen ein Reaktionsniederschlag entstand, ist eigentlich selbstverständlich, da ja leider die Fehlingreaktion niemals lokalisiert ausfällt. Auch die Wände der an der Basis des Griffels liegenden septalen Fugen sind mit Sekretionsgewebe ausgekleidet und produzieren Nektar.

Die Septalnektarien werden beiderseits von mächtigen Gefäßbündeln begleitet. (Fig. 762.) Bemerkenswert ist, daß — bei *G. communis* und *G. byzantinus* — die

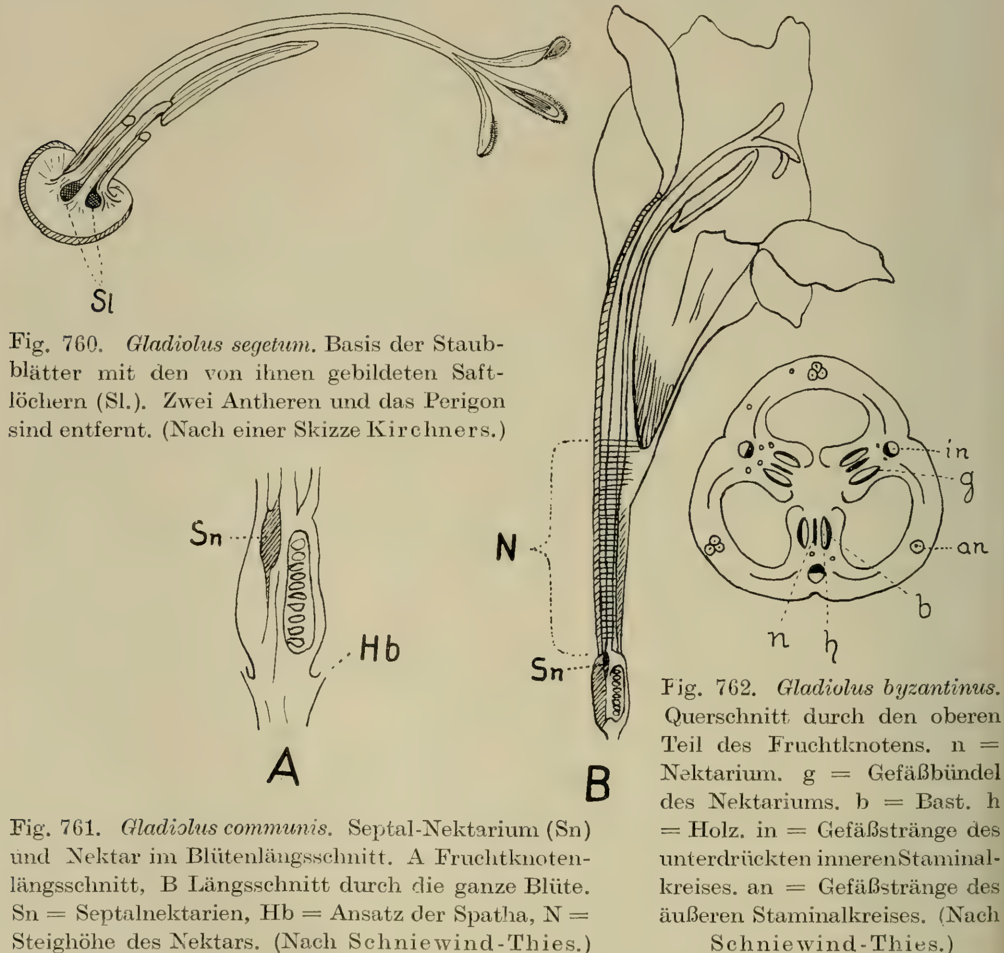


Fig. 760. *Gladiolus segetum.* Basis der Staubblätter mit den von ihnen gebildeten Saftlöchern (Sl.). Zwei Antheren und das Perigon sind entfernt. (Nach einer Skizze Kirchners.)

Fig. 761. *Gladiolus communis.* Septal-Nektarium (Sn) und Nektar im Blütenlängsschnitt. A Fruchtknotenlängsschnitt, B Längsschnitt durch die ganze Blüte. Sn = Septalnektarien, Hb = Ansatz der Spatha, N = Steighöhe des Nektars. (Nach Schniewind-Thies.)

Fig. 762. *Gladiolus byzantinus.* Querschnitt durch den oberen Teil des Fruchtknotens. n = Nektarium. g = Gefäßbündel des Nektariums. b = Bast. h = Holz. in = Gefäßstränge des unterdrückten inneren Staminalkreises. an = Gefäßstränge des äußeren Staminalkreises. (Nach Schniewind-Thies.)

Orientierung von Xylem und Phloem der Gefäßbündel am Grunde des Fruchtknotens gerade entgegengesetzt der der beiden peripheren Gefäßbündelkreise ist. Wie Schniewind-Thies (l. c.) und Eichler[1]) anführen, fand van Tieghem[2])

[1]) Eichler, Blütendiagramme, S. 161.

[2]) van Tieghem, Traité de Botanique.

vom inneren Staubblattkreis, von dem äußerlich keine Spur mehr vorhanden ist, „wenn auch nur spurenweise“, noch Gefäßbündel.

Frucht und Samen. Die Frucht von *Gladiolus* ist eine, bei den einzelnen Arten verschieden große und verschieden gestaltete, dünnwandige, trockene Kapsel. In jedem der drei Fächer enthält sie zwei Reihen von Samen. Sie springt, ähnlich wie bei *Crocus*, dreilappig auf. Die Samen sind kugelig oder birnförmig, oft abgeplattet und bei einigen Arten breit geflügelt.

28. Gladiolus palustris Gaud. (= G. paluster)[1]). Sumpfsiegwurz.

Gladiolus palustris gehört, wie alle mitteleuropäischen Arten, nach Ascherson und Graebner der Gesamtart *G. communis* an. Wenn ich in der Bearbeitung dennoch nicht *G. communis* voranstelle, sondern diese Art, so hat dies mehrere Gründe. Zunächst hat von allen Arten *G. palustris* das weitaus größte mitteleuropäische Areal, während *G. communis* als eingeschleppter, wenn auch stellenweise ganz eingebürgerter Fremdling aus dem Mittelmeergebiet nur an einzelnen, nicht zusammenhängenden Punkten auftritt.

Dann aber auch spielt *G. palustris*, wie die Untersuchungen von Zenari (163) zeigten, eine gewisse Mittlerrolle zwischen *G. illyricus* und *G. imbricatus*. Alle drei Arten sind zwar in typischen Exemplaren leicht zu unterscheiden, doch gibt es zahlreiche Zwischenformen. Zenari hat nun festgestellt, daß es unmittelbare Bindeglieder zwischen *G. illyricus* und *G. imbricatus* nicht gibt, wohl aber geschlossene Reihen *G. illyricus* — *G. palustris* und *G. palustris* — *G. imbricatus*.

Das tatsächliche Areal von *G. palustris* genau festzustellen ist nicht möglich, da alle Literaturangaben äußerst allgemein gehalten sind. Es mag dies wohl darin seinen Grund haben, daß diese Art zwar weit verbreitet, aber sehr zerstreut vorkommt und dabei auch durchaus nicht häufig ist. Jedenfalls fehlt sie im ganzen nordwestlichen Mitteleuropa. (Fig. 763.) Auch im Osten scheint ihr Areal die Ostseeküste nicht zu erreichen[2]). Wo die Ostgrenze verläuft, ist nicht feststellbar. Jedenfalls kommt *G. palustris* noch als Seltenheit in West- und Ostpreußen, Posen und Brandenburg vor, fehlt aber schon in Österreichisch-Schlesien und, soviel zu erfahren ist, auch im größten Teile von Preußisch-Schlesien. Baker (8) gibt nur: „Germany, Switzerland, Austria and North Italy“ an. Aus dieser Angabe, wie aus dem festgestellten Fehlen im ehemalig österreichischen Schlesien läßt sich schließen, daß diese Art tatsächlich in Polen ebenfalls bereits fehlt, ihr Areal sich also nur zungenförmig vom südlichen Mitteleuropa so weit nach Norden erstreckt. Auch im Südosten ist die Grenze höchst fraglich. In Teilen von Ungarn kommt dieser *Gladiolus* zweifellos vor, fehlt aber schon in Siebenbürgen. Nach Ascherson-Graebner ist sein Vorkommen auch in Bosnien, der Herzegowina und Dalmatien fraglich, während er nach Zenari in Albanien, Montenegro, Serbien, Dalmatien, der Herzegowina und Kroatien auftreten soll. In Italien reicht nach Zenari das Areal einerseits durch Oberitalien von Istrien bis Piemont und erstreckt einen Arm von Piemont längs des Apennin von den Hügeln von Monferrato bis Ligurien und Toscana. Von Piemont reicht das Areal ferner über die Schweiz, wo *G. palustris*

[1]) In der Literatur meist als *G. paluster* geführt. Da aber der ursprüngliche Name *G. palustris* war (Gaud. Fl. Helv. 1 [1828] S. 97), ist nicht einzusehen, warum die Endsilbe verändert wird.

[2]) Die entgegenstehende Angabe bei Hegi (Ill. Flora v. Mitteleuropa II, S. 303), wonach die Art im Kreise Putzig bis zur Küste vordringen soll, muß auf einem Irrtum beruhen, denn tatsächlich kommt dort nur *G. imbricatus* vor und ist *G. palustris* für Westpreußen nur aus den Kreisen Thorn und Marienwerder bekannt (Wangerin).

häufig ist, auch ins östliche Frankreich, in die Haute Savoie, wo er bei Cranves, unter Monthoux und bei Voiron vorkommt. Aus Ostfrankreich wird er ferner von Challex, Ambronay und Montreal, ferner „Nantua“ und „Ain a le Mont“ angegeben (Zenari). Von diesen westlichsten Standorten aus reicht das Areal über Teile des Elsaß, die Oberrheinische Ebene, Süd-Bayern und Provinz und Königreich Sachsen nach Nordwesten und schließt sich an den Brandenburgischen Bezirk an, so daß Böhmen, Mähren und das ganze heutige Österreich noch zum Verbreitungsgebiet gehören.

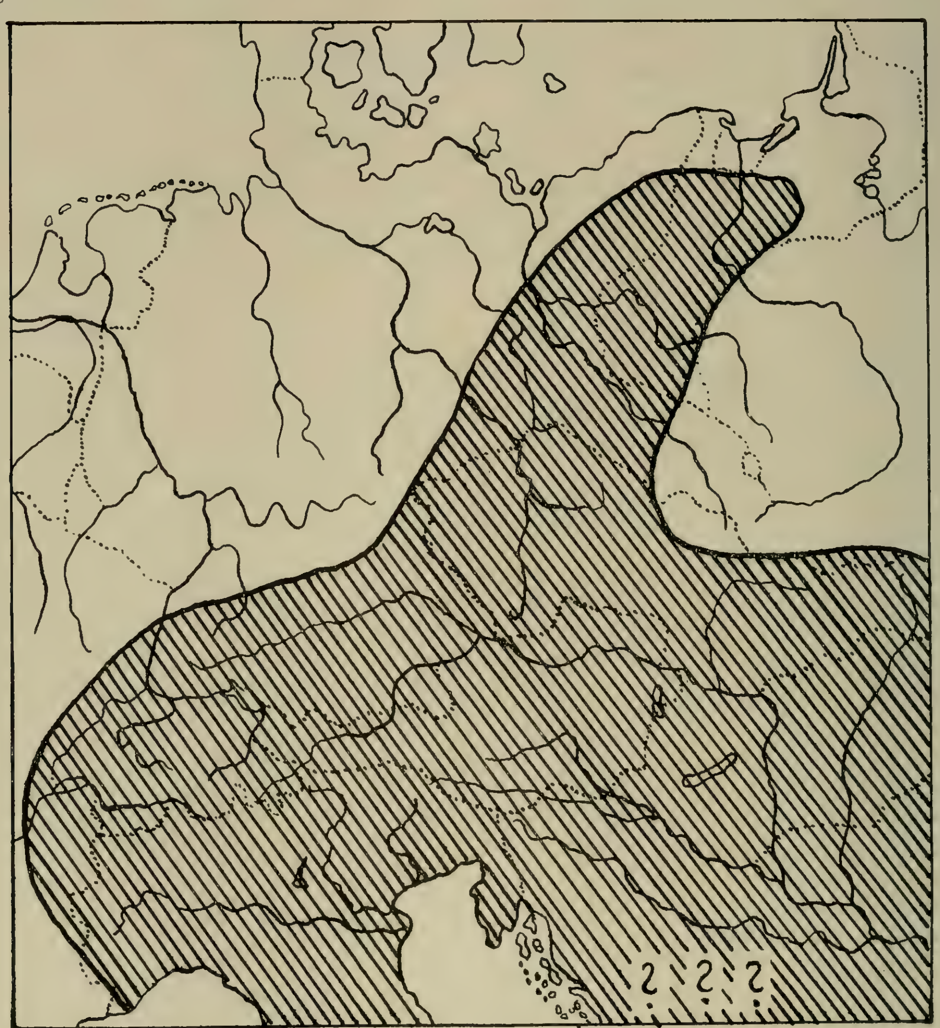


Fig. 763. Verbreitung von *Gladiolus palustris*. ? ? fragliche Vorkommen. (Nach der Literatur und Wangerin. B.)

Vergleichen wir dieses Areal mit denen der ausgesprochen mediterranen Arten: *G. illyricus* und *G. segetum*, und der östlichen Art *G. imbricatus*, so müssen wir *G. palustris* entschieden als „die“ mitteleuropäische Art bezeichnen, deren Areal sich unter Überschneidung der Grenzen im Süden und Osten zwischen südliche und östliche Arten einschiebt, so daß die von Zenari festgestellte morphologische

Übergangsreihe *G. illyricus—G. palustris—G. imbricatus* sich auch geographisch ausdrückt. Von diesem Gesichtspunkt scheint allerdings das Vorkommen von *G. imbricatus* in Bosnien und Serbien, wo sich dieses Areal mit dem von *G. illyricus*, fast — vielleicht auch tatsächlich — berührt, sehr für die Anwesenheit auch von *G. palustris* in diesem Gebiet zu sprechen.

In vertikaler Richtung ist *G. palustris* entschieden eine Pflanze der Niederung. Vom norddeutschen Flachland steigt er in Ungarn bis 750 m ü. M., auch in Südtirol, am Monte Stino, nur bis 1400 m an.

Wie schon der Name besagt, tritt *G. palustris* in Sumpfwiesen auf. Er ist jedoch durchaus nicht auf sie beschränkt, sondern im Gegenteil außerordentlich anpassungsfähig und wenig wählerisch im Standort.



Fig. 764. *Gladiolus palustris* Gaud. im Dachauer Moos. (Phot. Michaelis.)

In Mooren, z. B. im Dachauer Moos (Fig. 764), tritt *G. palustris* nach Hegi gelegentlich im *Molinietum* mit *Sanguisorba officinalis, Cirsium bulbosum, C. palustre, Centaurea Jacea, Inula salicina, Succisa pratensis, Serratula tinctoria, Silaus pratensis, Pimpinella magna, Iris sibirica, Carex panicea, Galium verum, G. boreale* und — in Oberbayern — mit *Allium suaveolens* auf. Auf sein Vorkommen im oberbayerischen *Molinietum* bezieht sich auch Pauls Angabe, die wir detailliert schon oben S. 970 bei Besprechung der *Iris sibirica* brachten. Hayek[1]) führt ihn

[1]) Pflanzendecke v. Österreich-Ungarn I, S. 279.

für Galizien (ausschließlich der Karpathen) als Bewohner von Sumpfwiesen an, die sich von den Wiesenmooren durch das Zurücktreten der torfbildenden Cyperaceen und das reichere Auftreten von Gräsern unterscheiden. Als Hauptmasse der grasartigen Pflanzen dieser Sumpfwiesen führt er *Alopecurus aequalis, A. pratensis, Agrostis alba, A. vulgaris, Phragmites communis, Deschampsia caespitosa, Poa trivialis, P. palustris, Molinia coerulea, Carex Davalliana, C. vulpina, C. paniculata, C. paradoxa, C. elongata, C. caespitosa, C. gracilis, C. Goodenoughii, C. glauca, C. panicea, C. flava, C. distans, C. acutiformis, C. hirta, Heleocharis palustris, Scirpus silvaticus, Eriophorum latifolium, Cyperus fuscus, Juncus effusus, J. conglomeratus, J. glaucus, J. articulatus, J. atratus* und *J. compressus* an. Von anderen Charakterpflanzen dieser Formation nennt Hayek *Tofieldia calyculata, Veratrum album, Iris sibirica, I. Pseudacorus, Orchis coriophora, O. latifolia, Epipactis palustris, Alisma Plantago aquatica, Stellaria palustris, St. aquatica, Dianthus superbus, Lychnis flos cuculi, Thalictrum lucidum, Ranunculus Flammula, R. Lingua, R. acer, R. repens, Caltha palustris, Trollius europaeus, Cardamine pratensis, Roripa islandica, R. amphibia, Euphorbia palustris, Lythrum Salicaria, Filipendula Ulmaria, Cicuta virosa, Sium latifolium, Berula angustifolia, Oenanthe fistulosa, Selinum Carvifolia, Ostericum palustre, Peucedanum palustre, Pastinaca sativa, Heracleum Sphondylium, Laserpitium prutenicum, Gentiana Pneumonanthe, G. axillaris, Scutellaria galericulata, Teucrium Scordium, Myosotis scorpioides, Symphytum officinale, Gratiola officinalis, Veronica scutellata, V. longifolia, Euphrasia Rostkoviana, Pedicularis palustris, Alectorolophus major, A. hirsutus, Galium uliginosum, G. palustre, Succisa pratensis, Succisella inflexa, Valeriana dioica, Inula britannica, Achillea Ptarmica, Senecio paluster, Cirsium canum, C. rivulare, C. oleraceum, Scorzonera humilis, Crepis paludosa* u. a. m. An anderer Stelle[1]) gibt Hayek *Gladiolus palustris* als Bewohner der Rasenschmielenwiese (*Deschampsietum caespitosae*) im südlichen Steiermark an. Diese nassen Wiesen finden sich in Untersteiermark noch in den Niederungen des Cillier Beckens, des Pettauer Feldes und entlang der unteren Mur. Diese zweifellos ursprüngliche Formation steht den Flachmooren nahe, unterscheidet sich aber von diesem ökologisch durch die fehlende oder unvollständige Torfbildung, floristisch durch das Überwiegen der Gräser über die Cyperaceen. Meist ist *Deschampsia caespitosa* das tonangebende Gras, daneben tritt aber noch *Anthoxanthum odoratum, Alopecurus pratensis, Holcus lanatus, Molinia coerulea, Poa palustris, P. trivialis, Glyceria plicata, G. fluitans*, stellenweise sogar *Phragmites communis* auf. Die wichtigsten Cyperaceen sind *Eriophorum latifolium* und *E. polystachyum, Scirpus silvaticus, Heleocharis palustris, Carex panicea, C. flava, C. paniculata, C. vulpina, C. Goodenoughii, C. acutiformis, C. distans, C. hirta* und andere Seggen. Meist vereinzelt treten auch Juncaceen auf, wie *Juncus effusus, J. glaucus* und *J. articulatus.* Im Frühjahr treten Unmassen von *Cardamine pratensis*, stellenweise noch vorher von *Leucojum vernum* auf, im ersten Hochstand der Wiese geben *Polygonum Bistorta, Lychnis flos cuculi, Ranunculus acer, R. Flammula, Trollius europaeus, Thalictrum lucidum, Filipendula Ulmaria, Myosotis scorpioides, Pedicularis palustris, Valeriana dioica, Galium boreale, Veratrum album, Iris sibirica*[2]) und verschiedene Orchideen, besonders *Orchis incarnata, O. latifolia, Listera ovata*

---

[1]) Hayek, A., Pflanzengeographie von Steiermark, als Band 59 B der Mitteilungen des Naturwissensch. Ver. für Steiermark, Graz 1923, S. 65.

[2]) Im Originaltext Seite 65 heißt es allerdings „*Iris sambucina*", ebenso auf der gleichen Seite weiter unten bei Besprechung der Narzissenwiesen. Gerade dieses zweite Zitat beweist aber, daß es sich um einen der in diesem sonst so ausgezeichneten Werk leider so häufigen Druckfehler handelt und: *I. sibirica* heißen muß. (*I. sambucina* als Xerophyt würde auch in diesem Gelände sicher zugrunde gehen.) Auf den Narzissenwiesen ist *I. sibirica* als häufiger, ja ständiger Begleiter bekannt.

und *Epipactis palustris* den Ton an. Außer *Gladiolus palustris* beherbergen diese Wiesen im Süden Steiermarks, im Gegensatz zu denen Obersteiermarks, vereinzelt auch *Fritillaria Meleagris* und *Leucoium aestivum*. In ungeheurer Zahl tritt im Mai—Juni auf diesen Wiesen *Cirsium rivulare* auf, begleitet von einer geringeren Zahl von *Cirsium palustre* und — nach der Mahd — *C. oleraceum*. Im zweiten Hochstand geben *Parnassia palustris*, *Sanguisorba officinalis*, *Gratiola officinalis*, *Gentiana Pneumonanthe*, *Succisa pratensis*, *Crepis paludosa* und, wie bereits erwähnt, *Cirsium oleraceum* den Ton an; in großer Zahl treten auch noch meist *Angelica silvestris*, *Peucedanum palustre* und *Heracleum Sphondylium* hinzu. Im Herbst wird dann *Colchicum autumnale* tonangebend.

In Mooren tritt in Steiermark *Gladiolus palustris* nicht auf, doch soll er anderwärts auch in Moorwäldern wachsen (Hegi l. c.)

Auch von trockeneren Formationen wird er angegeben, so soll er nach Ascherson und Graebner auf „fruchtbaren, trockeneren, etwas buschigen Wiesen" auftreten und kommt unter Gebüsch selbst auf sonnigen Berghängen vor (Hegi).

In dem so ungemein pflanzenreichen Münsterwalder Forst am linken hohen Weichselufer gegenüber Marienwerder wuchs *G. palustris* früher — in neuerer Zeit ist die Pflanze dort nicht mehr beobachtet worden — sogar im mehr oder weniger schattigen Mischwalde zusammen mit *Cimicifuga foetida*, *Pleurospermum austriacum*, *Libanotis montana*, *Digitalis ambigua*, *Serratula tinctoria*, *Gymnadenia conopea*, *Orchis ustulata* u. a. m.[1]); übrigens zeigen gerade dort auch einige andere Arten ein von der Norm stark abweichendes standortsökologisches Verhalten, indem z. B. *Trollius europaeus* im Unterwuchs eines hügeligen, mesophilen Mischwaldes auf trockenem Boden und *Microstylis monophyllos* sogar am stark der Sonne exponierten Waldrand auftritt[2]).

Seine Anpassungsfähigkeit zeigt sich aber am besten in seinem Auftreten im ungarischen Tiefland. Hier zeigt er sich nicht auf nassem Gelände, sondern nach Hayek[3]) in der der Steppe nahestehenden Goldbartflur (*Andropogonetum Grylli*). Die tonangebenden Gramineen sind hier *Andropogon* (*Chrysopogon*) *Gryllus* und *A. Ischaemum*. *Stipa*-Arten und die annuellen *Bromus*-Arten treten gegenüber der Puszta zurück, dagegen Wiesengräser hinzu, so: *Phleum phleoides*, *Heleochloa explicata*, *Poa angustifolia*, *Koeleria gracilis*, *Dactylis glomerata*, *Avena subdecurrens*, *Festuca sulcata* und *F. elatior*. Häufig kommen auch *Carices* hinzu, so *C. stenophylla*, *C. supina*, *C. divisa* und *C. hirta*. Von Monokotylen sind ferner *Gagea pusilla*, *Ornithogalum ramosum*, *O. refractum*, *O. narbonense*, *Sternbergia colchiciflora*, *Colchicum arenarium* und *C. autumnale*, aber sogar *Iris variegata* vorhanden, ferner Orchideen, wie *Orchis Morio*, *O. coriophora*, *O. ustulata*, *O. tridentata*, *O. militaris*, *Anacamptis pyramidalis*, *Gymnadenia conopea* und *Spiranthes spiralis*. Besser drückt sich der Charakter dieser Goldbartflur in den dikotylen Gewächsen aus. Diese zeigen durch vereinzeltes Auftreten von Elementen der Federgrassteppe die nahe Beziehung der nur durch reicheren Humusgehalt des Sandbodens von der Sandsteppe verschiedenen Goldbartflur, anderseits auch die Schwierigkeit der Trennung von der pannonischen Bergtrift. Von charakteristischen Dikotylen seien genannt: *Adonis vernalis*, *Hesperis tristis*, *Potentilla arenaria*, *P. rubens*, *Fragaria collina*, *Herniaria incana*, *Saxifraga bulbifera*, *Ranunculus illyricus*, *Galium pedemontanum*, *Senecio campester*, *Scorzonera purpurea*, *S. hispanica*, *Astragalus austriacus*, *A. Cicer*, *A. Oonobrychis*, *A. asper*, *Trifolium alpestre*, *T. arvense*, *Coronilla varia*, *Filipendula*

[1]) Vergl. J. B. Scholz in Festschr. z. 50jährigen Bestehen d. Preuß.-Botan. Ver. (Königsberg 1912), S. 128 und H. Preuß in Beitr. z. Naturdenkmalpflege II (1912). S. 424.

[2]) Vergl. dieses Werk Bd. I, 4, Anmerkung S. 250.

[3]) Hayek, A. Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns, Bd. I, S. 493.

hexapetala, Ranunculus pedatus, Silene longiflora, S. multiflora, Stachys officinalis, Thymus lanuginosus, Inula Oculus Christi, Verbascum phoeniceum, V. Blattaria, Campanula bononiensis und zuletzt *Achillea setacea, Chrysanthemum Leucanthemum, Serratula tinctoria, Cirsium eriophorum, Scabiosa ochroleuca, Verbascum Lynchnitis, V. phlomoides, Centaurea Sadleriana, Hieracium umbellatum* und andere mehr. Hier erscheint *Gladiolus palustris* also geradezu als Xerophyt!

Knolle und Wuchs. Allgemein wird die Knollenhülle als das wesentlichste Unterscheidungsmerkmal der Arten herangezogen. Dies ist jedoch nur bei typischen Exemplaren verläßlich, wie ja eigentlich — wie schon oben erwähnt — nach Zenaris Feststellung die Arten zum Teil direkt fluktuierend untereinander verbunden sind. Dies gilt, wie wir gesehen haben, ganz besonders für *G. palustris*, der sogar nach zwei Seiten, *G. illyricus* und *G. imbricatus*, ausläuft.

Die Knolle wird meist als eiförmig angegeben, jedoch gilt dies, wie ich feststellen konnte, nicht immer, da sie, besonders an großen Exemplaren, zur Ruhezeit eher flachkugelig genannt werden kann. Sind allerdings die Hüllen mehrerer Jahrgänge erhalten, dann bedingen sie wohl stets Eiform. Die Hüllen sind bei typischen Exemplaren dunkelgraubraun und derb faserig; im oberen Teil — also nicht, wie man aus den Literaturangaben zu entnehmen geneigt sein könnte, im ganzen — sind die Fasern netzartig untereinander verbunden, wobei die Netzmaschen rundlich oder länglich sein können. Zu beachten ist dabei, daß diese Angabe sich ausschließlich auf die äußerste, die ganze Knolle einschließende Hülle bezieht. Die inneren, der Knolle nur aufsitzenden Hüllen scheinen fast allgemein häutig zu sein.

Der schlanke, steife und aufrechte Stengel wird nur etwa 30 bis 50 cm hoch, er trägt eine kurze, lockere, einseitswendige Ähre, die in der Regel nur 2—4, selten 5—7 Blüten trägt. In der Regel sind drei spitze Laubblätter vorhanden, die meist nicht einmal einen Zentimeter breit sind (gewöhnlich 4—9 mm). Nur Zenari gibt 1—2 cm Blattbreite an. Sie haben nur wenige, etwas entfernte Nerven. Die beiden Hochblätter sind etwas kürzer als die Blüte; sie sind zugespitzt lanzettlich, grün und violett überhaucht.

Blüte. Der Grundbauplan der *Gladiolus*-Blüte wurde schon im allgemeinen Teil so eingehend behandelt, daß an dieser Stelle nur mehr die Einzelheiten zu besprechen bleiben. (Fig. 765.)

Das glockig zusammenneigende Perianth hat leuchtend purpurrote Farbe und steht so geneigt an der Achse, daß sich das Labellum in fast horizontaler, etwas abwärts geneigter Lage befindet. Die Perigonröhre ist etwa 10 mm lang, vor dem Übergang des röhrenförmigen in den trichterförmig erweiterten Teil meist ziemlich stark abgebogen. Die Länge der drei oberen Perigonabschnitte beträgt einschließlich der Röhre etwa 30 mm, die unteren, das Labellum bildenden Abschnitte sind etwa 5—6 mm länger, aber schmäler als die oberen. Alle Abschnitte sind stumpf verkehrteiförmig. Die drei untersten besitzen einen schmalen Nagel, der etwa gleich lang ist wie ihre verbreiterte Blattfläche. Wie schon im allgemeinen Teil erwähnt, sind die oberen drei Perigonabschnitte einfarbig purpurn, während die Abschnitte des Labellums einen länglichen, etwa schmal rhombischen, weißen Mittelstreifen besitzen, der, von einem tief dunkelroten Rand eingefaßt, als Saftmal fungiert.

Zu Beginn der Anthese liegt dicht unter dem obersten, etwas buckelig gewölbten Perigonabschnitt der Griffel mit noch zusammengelegten, dem Perigonblatt dicht angepreßten Narbenlappen. Die drei Staubblätter liegen etwas tiefer und halten die Antheren streng horizontal. Bald nach dem Öffnen der Blüte springen die bräunlichen Antheren, die infolge ihrer Drehung die Außenseiten abwärts richten, längs der Unterseite auf und bieten den Pollen dar. Die Länge der Filamente beträgt etwa 15 mm, die der Antheren etwa 7.5 mm. Der Griffel samt den noch zusammengelegten Narben ist etwa 25—27 mm lang. (Fig. 765 B, C.)

Später biegt sich der Griffel so weit herab, daß die nun auseinander gebreiteten drei Narbenäste, vom Blüteneingang aus gesehen, genau vor die Antheren zu liegen kommen. (Fig. 765 D, E.) Einfahrende Hummeln müssen nun also unbedingt zuerst die Narben und dann erst die Antheren streifen. Die drei Narbenäste sind



Fig. 765. *Gladiolus palustris*, Blüte. A von der Seite. B von vorne im ersten, männlichen Zustand. C im Längsschnitt im männlichen Zustande. D von vorne im späteren, zwitterigen Zustand. E im Längsschnitt im zwitterigen Zustand. (Original K.)

etwas schmal und zugespitzt löffelförmig, in ihrer Längsrichtung etwas nach innen gerollt und am Rande dicht mit Papillen besetzt. (Fig. 766.)

Als Besucher wurden Hummeln, namentlich von Knuth (**102**) in Kiel und von Borgstette (nach Knuth **102**) *Bombus hortorum* beobachtet, ebenso von H. Müller (**143**). Kirchner (Manuskript) berichtet, daß er im Wollmatinger Ried bei Konstanz eine Hummel beobachtete, die nacheinander eine große Menge von Blüten besuchte, ohne dabei die dazwischen liegenden anderen Blumen anzufliegen. (K., Manuskript, **102**, **143**.)

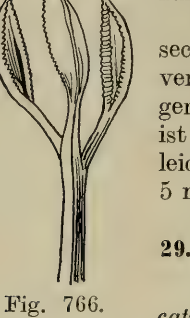


Fig. 766. *Gladiolus palustris*, Narbe. (Verändert nach Hegi.)

Frucht und Samen. (Fig. 767.) Die Frucht ist eine glatte, schwach sechsfurchige Kapsel; sie ist etwa 14—16 mm lang, längsgestreckt verkehrt-eiförmig und am oberen Ende abgerundet und nicht eingedrückt. Der Samen ist flach, ringsum breit geflügelt und daher leicht vom Wind zu verbreiten. Er ist etwa 5 mm lang.

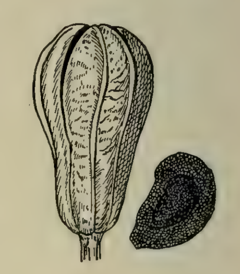


Fig. 767. *Gladiolus palustris*, Kapsel und Samen. (Nach Hegi.)

29. Gladiolus imbricatus L. Dachige Siegwurz.

Im Gegensatz zu *G. palustris* ist *G. imbricatus* eine osteuropäisch-vorderasiatische Art. Es ist bezeichnend, daß, wie ein Vergleich der Verbreitungskarten der beiden Arten (Fig. 763 und 768) deutlich ergibt, die beiden Areale einander nur mit ihren Rändern überschneiden, so daß man sich des Eindruckes kaum erwehren kann, in beiden nur vikarierende Arten zu sehen.

G. imbricatus reicht in Vorderasien über ganz Kleinasien bis zum Libanon und Mesopotamien; von Kleinasien aus reicht die Verbreitung über den Kaukasus nach Südrußland und nordöstlich bis ins westliche Sibirien. Von Südrußland aus greift nun ein südlicher Verbreitungsarm über die nördlichen Balkanländer, Rumänien und Siebenbürgen bis nach Serbien und Bosnien. Dem Karpathenbogen folgend, aber ohne ins ungarische Tiefland zu steigen, greift das Areal bis in die Beskiden und nördlich des Karpathenbogens über Galizien bis Schlesien, Mähren und das östliche Böhmen. Aus Böhmen wird *G. imbricatus* von Hayek[1]) aus dem Hügelland zwischen Podiebrad und Jicin und zwar in der Gegend von Rozdalowitz angegeben, wo er mit *Iris sambucina* auftritt, sowie ferner vom Fuße des Riesengebirges. Nicht selten ist er auch in der Umgebung von Troppau, bei Groß-Herlitz und Braunsdorf, wo auch *Crocus Heuffelianus* auftritt. Im Böhmisch-mährischen Gebirge kommt er auf den Nikler Moorwiesen in der Gegend von Zwittau vor. Weiter in Mittel- und Südmähren findet er sich ebenfalls vor, und von hier aus dringt er auch — wenn auch nur ein Weniges — bis ins nordöstliche Niederösterreich vor, wo er bei Siebenbrunn im Marchfeld vorkommt. In Mähren stellte ihn Hayek (l. c.) in der „Henne“ in der Umgebung von Sternberg fest, ferner auf den Ausläufern des böhmisch-mährischen Höhenzuges bei Pratiwanow. Andere mährische Fundorte sind bei Iglau, Stepanau nächst Bystritz, Olmütz, Sternberg, Bisenz, Zwittau, Spornhau bei Goldenstein, Domstadtl, Kiritein, Brünn und Libau. In den Beskiden kommt *G. imbricatus* häufig, u. a. auch bei Rottalowitz vor, weiters auf dem 1138 m hohen Radhost auf Wiesen. Besonders zu erwähnen wäre auch noch der, seiner interessanten Flora wegen berühmte, 620 m hohe Tul südöstlich von Teschen. Überhaupt ist er im ehemalig österreichischen Schlesien häufig und verbreitet. So kommt er um Bumisch, Einsiedel, Reihwiesen, Zuckmantel, Weidenau und Troppau vor, und ebenso ist er in Preußisch Schlesien häufig.

[1]) Hayek, a. a. O. S. 203.

Nordwärts von Böhmen verläuft die Westgrenze des Areals anfangs in nördlicher Richtung, wo *G. imbricatus* in der Ober-Lausitz und im Odertal noch bei Frankfurt a. d. Oder vorkommt, und zieht sich dann mehr nord-nord-östlich, so daß noch Posen und das östlichste Hinterpommern, natürlich aber auch die weiter östlichen Gebiete, also West- und Ostpreußen, zum Areal gehören. In der Oberlausitz tritt *G. imbricatus* im Quellgebiet des Löbauer Wassers auf, ferner am Rothstein, bei Nieda, bei Groß-Schönau, und an der Landskrone und Jauernick-Kiritein gegen Jednowitz. In

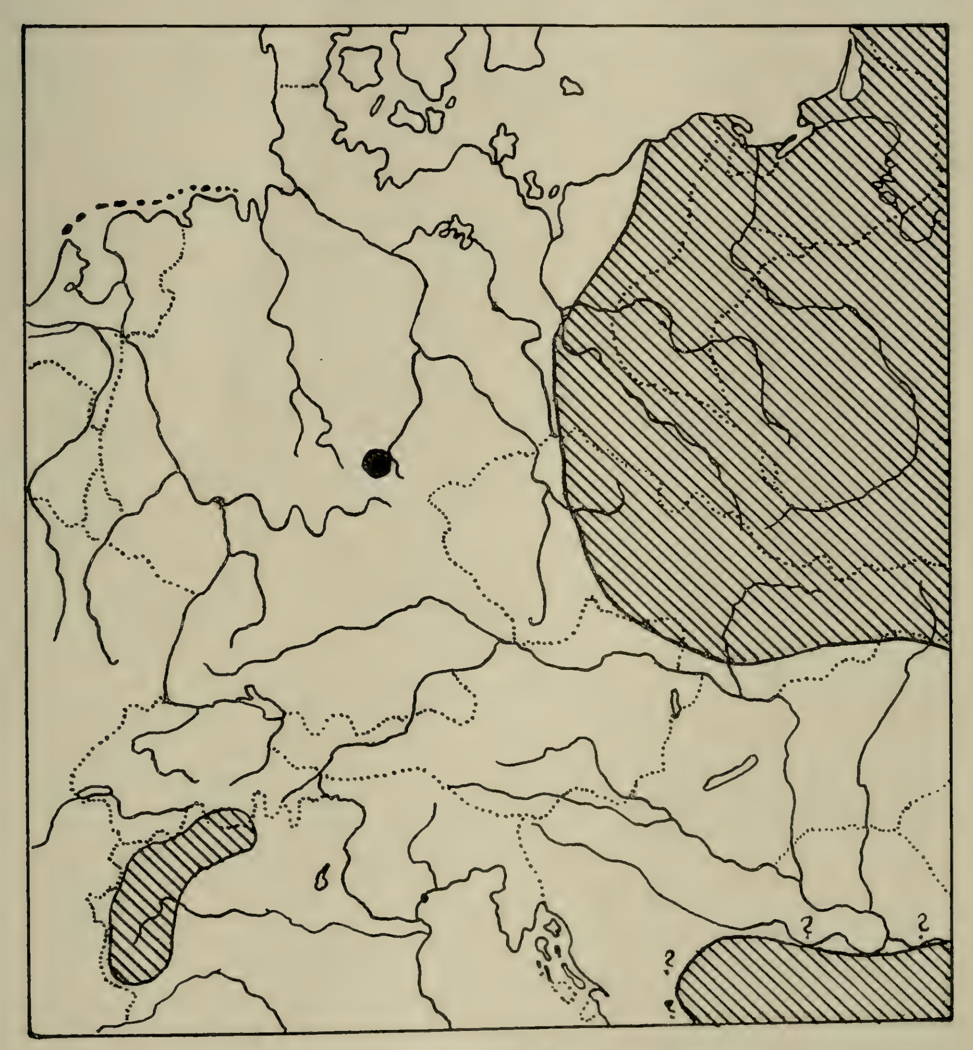


Fig. 768. *Gladiolus imbricatus*, Verbreitung. ● isolierter Standort, ? ? fraglicher Grenzverlauf. (Nach der Literatur B.)

Posen findet man ihn bei Rombtschin nächst Adelnau, auf den Kaschminer-Wiesen im Kreise Meseritz und sonst noch mehrfach, ebenso ist er in Ostpreußen ziemlich verbreitet. In Westpreußen kommt er im Kreise Briesen am Wieczno-See und im Kreise Putzig auf den Piasnitzwiesen und besonders auf vielen Stellen der Weichselwiesen unweit der ehemaligen russischen Grenze vor. Früher soll er auch an der

Ober-Brahe bei Bromberg und bei Danzig vorgekommen sein. In Ostpreußen gehört das Vorkommen von *G. imbricatus* besonders dem Inster- und Pregelgebiet an, wo er z. B. im Kreise Pillkallen, bei Insterburg und auch noch in der Umgebung von Königsberg sich findet. Nach Nordosten erstreckt sich dann das Verbreitungsgebiet noch durch Kur-, Liv- und Estland bis zum westlichen Ingrien[1]).

In Mitteldeutschland findet sich dann noch ein isolierter Standort bei Erfurt und Weimar, von dem man wohl kaum Ursprünglichkeit annehmen darf. Ganz isoliert ist aber auch noch ein größerer Verbreitungsbezirk in Oberitalien, und zwar in Piemont und einem Teil der Lombardei und anschließend im südlichen Tessin am Monte S. Giorgio und Monte Generoso (Schweiz). Nach Zenaris (163) Aufstellung ist er in Piemont häufig vom Fuße der Alpen durch die Täler der Susa und des Ticino. Längs des Ticino reicht das Areal bis Galliate, Kyrie in Somellina, Villarboite, Montigliengo und Arboro, längs der Stura bis Torino, über die Hügel von Superba, bis Leyni und Stupinigi. Zweifelhaft ist sein Vorkommen bei Fagarè im Trevigiano. Eine Verbindung dieses isolierten Areales auch mit dem näheren serbisch-bosnischen Ausläufer ist aber nicht vorhanden, da *G. imbricatus* schon im südlichen Österreich, d. h. Krain, Küstenland etc. bestimmt fehlt.

In vertikaler Richtung scheint, soviel aus den Literaturangaben zu entnehmen ist, auch diese Art auf das niedere Bergland und die Ebene beschränkt zu sein. Nach Kerner (in Ascherson-Graebner Synopsis) steigt er in den Karpathen bis 845 m Seehöhe an.

Standortsverhältnisse. Auch *G. imbricatus* ist in seinen Standorten einigermaßen vag, scheint aber doch mehr als *G. palustris* mesophile Wiesen zu bewohnen. In den östlichen Sudetenländern besiedelt er zumeist Bergwiesen. In dieser Formation herrschen unter den Gräsern *Trisetum flavescens*, *Holcus mollis*, *Briza media*, *Poa angustifolia*, *P. pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca duriuscula*, *F. rubra* und *F. elatior* vor; dazu kommen noch *Carices* wie *C. polygama*, *C. verna*, *C. pilulifera*. Auch Orchideen sind reich vertreten, z. B. *Orchis ustulata*, *O. mascula*, *O. sambucina*, *O. globosa*, *Gymnadenia conopea* und *Coeloglossum viride*. *Primula elatior*, *Arabis Halleri*, *Trollius europaeus* sind meist in tonangebender Menge vorhanden; dazu kommen weiter noch *Polygonum Bistorta*, *Thesium pratense*, *Dianthus Armeria*, *Ranunculus auricomus*, *R. acer*, *R. polyanthemos*, *Trifolium pratense*, *T. montanum*, *T. ochroleucum*, *T. spadiceum*, *Lotus corniculatus*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Pimpinella major*, *Myrrhis odorata*, *Gentiana Wettsteinii*, *G. campestris*, *Euphrasia coerulea*, *Pedicularis silvatica*, *Phyteuma orbiculare*, *Valeriana dioica*, *Arnica montana*, *Cirsium rivulare*, *Centaurea Jacea*, *C. oxylepis*, *C. pseudophrygia*, *Crepis praemorsa*, *C. succisaefolia*, *Hieracium glomeratum*, *H. suecicum*, *H. floribundum*, *H. pratense* und *Botrychium Lunaria* vor, im ganzen also eine, unseren Voralpenmatten sehr ähnliche Zusammenstellung. Solche Wiesen bewohnt *G. imbricatus* beispielsweise im Riesengebirge und bei Troppau.

Auch in Galizien findet man ihn auf ähnlichen Standorten, so bei Drohobycz auf Wiesen in Begleitung von *Orchis latifolia*, *Anacamptis pyramidalis*, *Arabis Halleri*, *Campanula patula*, *Chrysanthemum Leucanthemum* und *Hypochoeris maculata*. Die Wiesen bei Kolomea teilt er mit *Fritillaria Meleagris*, *Leucoium vernum* und *Primula elatior*. Ähnlich diesen Bergwiesen sind die Voralpenwiesen der West-Karpathen, die ebenfalls unsere Art beherbergen. Ihre Gräser sind *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis vulgaris*, *Phleum commutatum*, *Deschampsia caespitosa*, *Trisetum flavescens*, *Festuca rubra*. Den ersten Flor bilden Unmengen von *Crocus Heuffelianus*, oft mit *Leucoium vernum*. Weiters treten auch hier Orchideen in großer Zahl auf, wie *Orchis globosa*, *O. mascula* var. *signifera*, *O. sambucina*, *O. maculata*, *Gymnadenia conopea* und *Platanthera bifolia*, ferner *Polygonum Bistorta*, *Silene*

[1]) Vergl. E. Lehmann, Flora von Polnisch-Livland (Dorpat 1895), S. 185.

vulgaris, Trollius europaeus, Trifolium montanum, Hypericum maculatum, Geranium silvaticum, Pimpinella major, Heracleum flavescens, Alectorolophus major, Gentiana carpatica, Campanula pseudolanceolata, C. patula, Chrysanthemum Leucanthemum, C. corymbosum, Centaurea austriaca, Hieracium aurantiacum und *H. umbellatum.* Auf den Wiesen des Tuls wird er u. a. auch von *Iris graminea* begleitet. Interessant ist auch sein Vorkommen im Bihariagebirge in Siebenbürgen, wo er nur auf den Bergwiesen der Kalkregion, die sich durch ihren Artenreichtum von dem Gebiet der Schiefer und Porphyre wesentlich unterscheiden, vorkommt. Auch hier ist unter anderen *Trollius europaeus* sein treuer Begleiter. Im zentralen siebenbürgischen Hügelland bewohnt er hingegen die orchideenreichen Talwiesen der breiten Flußtäler.

Im nordostdeutschen Flachland bieten die schon oben (vergl. S. 971) als Standort von *Iris sibirica* kurz erwähnten ,,buschigen Piasnitzwiesen'', die sich nördlich vom Zarnowitzer See zu beiden Seiten der die Grenze zwischen Pommern und der früheren Provinz Westpreußen bildenden Piasnitz ausbreiten, den der Individuenzahl weitaus reichsten Standort auch von *Gladiolus imbricatus.* Das ganze Gelände, in welchem schmale, kulissenartige Wald- und Gebüschstreifen mit mehr oder weniger offenen Wiesenflächen abwechseln, die ihrerseits alle Abstufungen von ziemlich nassen *Hypnetum*-Flachmoorwiesen bis zu Wiesen von ziemlich mesophilem Gepräge aufweisen und überdies noch hin und wieder kleinere, reiserzwischenmoorartige Partien (mit *Salix repens, Calluna vulgaris, Erica tetralix,* Vaccinien) einschließen, stellt einen wenig übersichtlichen und im einzelnen schwer zu gliedernden Assoziationskomplex dar. Die nasseren Teile weisen eine Vegetation von *Hypnum exannulatum, H. vernicosum, Aulacomnium palustre, Calamagrostis neglecta, Carex dioica, C. paradoxa, C. diandra, C. filiformis, Eriophorum polystachyum, Epipactis palustris, Viola palustris, Menyanthes trifoliata* und dergl. m. auf; vorzugsweise jedoch besitzen die offeneren, der Mahd unterliegenden Teile den Charakter von Parvocariceten (mit *Carex Goodenoughii, C. Buxbaumii, C. panicea, C. flava, C. Hornschuchiana* usw.), teilweise auch von Flachmoor-Süßgraswiesen (mit *Anthoxanthum odoratum, Holcus lanatus, Avena pubescens, Deschampsia caespitosa, Briza media, Molinia coerulea*) mit einer artenreichen Begleitflora, aus der z. B. *Orchis maculata, Rumex Acetosa, R. Acetosella, Polygonum Bistorta, Lychnis flos-cuculi, Silene inflata, Dianthus superbus, Stellaria graminea, Ranunculus acer, R. Flammula, Filipendula Ulmaria, Potentilla Tormentilla, Trifolium repens, Lotus uliginosus, Vicia Cracca, Linum catharticum, Lythrum Salicaria, Carum Carvi, Cnidium venosum, Selinum Carvifolia, Laserpitium prutenicum, Brunella vulgaris, Scutellaria galericulata, Alectorolophus major, Galium boreale, Succisa pratensis, Campanula patula, C. glomerata, Chrysanthemum Leucanthemum, Centaurea Jacea, Cirsium palustre, Hypochoeris glabra, H. radicata, Achyrophorus maculatus, Leontodon hispidus, Scorzonera humilis, Hieracium Pilosella, H. umbellatum* genannt seien, während die aus Eichen (*Quercus Robur*), Birken und Föhren mit einem besonders an den Rändern reichen Unterholz von *Myrica Gale, Populus tremula, Salix aurita, S. Caprea, S. repens, Juniperus communis, Rhamnus Frangula* bestehenden Waldstreifen in ihrem Unterwuchs ein buntes Gemisch von Wiesen-, Moor-, Heide- und Waldpflanzen aufweisen. *Gladiolus imbricatus* hält sich hier ebenso wie *Iris sibirica* mit Vorliebe an die buschigen Ränder der Wiesen, ohne indessen die offeneren Flächen, soweit sie nicht bereits reiserartige Vegetation tragen, zu meiden. An seinen ostpreußischen Standorten ist *G. imbricatus* ein Bewohner offener, fruchtbarer, mäßig feuchter Wiesen; so hält er sich bei Beydritten unweit Königsberg, wo *Iris sibirica* ebenfalls vorkommt, ausgesprochen an die etwas höher gelegenen, trockeneren Partien, und im Forstrevier Schorellen im Kreise Pillkallen tritt er mehrfach, aber immer nur in kleineren Horsten auf Waldwiesen auf, die neben zahlreichen gewöhnlichen Wiesenpflanzen u. a. auch noch durch das Vorkommen von *Orchis mascula, Trollius*

europaeus, Thalictrum angustifolium, Trifolium spadiceum, Cirsium rivulare und *Crepis succisifolia* ausgezeichnet sind (Wangerin).

Mit seiner Vorliebe für mesophile Wiesen mag es zusammenhängen, daß *G. imbricatus* in Galizien, aber auch in den östlichen Sudetenländern häufig als Ackerunkraut, namentlich in Haferfeldern auftritt. Hierzu befähigt ihn jedenfalls die Widerstandsfähigkeit der Knolle und der dem des Getreidefeldes sehr ähnliche Vegetationsrhythmus.

Viel seltener, ja geradezu nur ausnahmsweise findet man ihn auf Moorwiesen, so auf den Nickler Moorwiesen bei Zwittau im böhmisch-mährischen Gebirge, wo er mit den sonst, wie er selbst, der Gegend fremden *Juncus supinus, Iris sibirica* und *Hypericum humifusum* auftritt.

Beachtenswert ist auch sein Auftreten in einem typischen podolischen Laubwald, im Janower Wald bei Lemberg, wo er mit *Geum aleppicum, Anemone patens, Aconitum janowiense, Dracocephalum Ruyschiana, Veronica spuria, Scrophularia Scopolii* und *Centaurea austriaca* auftritt[1]).

In Piemont wächst er nach Zenari (163) in Gebüschen und in der Ebene längs der Flüsse.

Knolle und Wuchs. Die Knolle wird als kugelig oder etwas eiförmig beschrieben. Das charakteristische Merkmal der Knollenhülle ist das Fehlen maschenförmiger Anastomosen zwischen den dicht aneinanderliegenden parallelen Fasern. Diese selbst sind so fein, daß die größeren zusammenhängenden Streifen als membranös bezeichnet werden können. Nach Zenari (163) können auch enge, langgestreckte Maschen vorkommen. Zenari fand im „Erbario Piemontese del R. Ist. Bot. di Torino" neben typischen Exemplaren von *G. imbricatus* und *G. palustris* aus der Gegend von Givoletto, auch solche, die an der Straße S. Gillio—Giordano (ebenfalls in der Umgebung von Turin) gesammelt waren und auf den ersten Blick als Übergangsformen zwischen den beiden Arten zu erkennen waren. Wenn auch in der Literatur keine weiteren Angaben über derartige Übergangsformen vorliegen, so wäre doch zu vermuten, daß überall, wo die Areale der beiden Arten einander überschneiden, solche Formen auftreten.

Von den 2—3 bis über 2 cm breiten Grundblättern ist das untere bei den typischen Exemplaren abgestumpft, das obere zugespitzt. Die Hochblätter sind zugespitzt, etwa gleich lang.

Der aufrechte, 30—60 cm hohe Stengel trägt eine dichte und reichblütige (meist 4—12 Blüten) Ähre, durch die sich diese Art von *G. palustris* am leichtesten unterscheidet. Die Ähre ist streng einseitswendig. Die Spathablätter sind gewöhnlich grün, untereinander wenig ungleich und kürzer als die Blüten.

Die **Blüte** gleicht sehr stark jener von *G. palustris*, von der sie fast nur durch die Form der Narbenlappen verschieden ist. Doch neigen die Perigonabschnitte mehr zusammen als bei letzterer Art. An einem aus Polen stammenden besonders großblütigen Exemplar, dessen Blüten in der Form denen von *G. palustris* vollkommen glichen, bog sich die Perigonröhre nach einem etwa 3—4 mm langen engen Teil fast rechtwinkelig ab und ging von hier in den trichterförmigen Teil über. Am wenigsten weit ist das große, gaumenförmig gewölbte dorsale Blatt des Perigons in die Röhre einbezogen. Es nimmt an der Verwachsung nur auf eine Länge von 7 mm teil. Die übrigen Abschnitte der Blumenkrone, die denen von *G. palustris* ebenfalls vollkommen gleichen, sind auf rund 10 mm Länge verwachsen. Ohne den in die Perigonröhre einbezogenen Teil fand ich das dorsale Blatt im Durchschnitt 30 mm, die Blätter der Lippe 25 mm lang, so daß eigentlich alle sechs Abschnitte im ganzen ziemlich die gleiche Länge haben. Die Abschnitte der Lippe zeigen,

[1]) Alle auf die ehemals österreichischen Länder bezüglichen Angaben nach Hayek, Pflanzendecke Österreich-Ungarns. I.

wie bei *G. palustris*, ein ausgeprägtes Saftmal. Die an der Umbiegungsstelle der Perigonröhre entspringenden Filamente waren 13 mm, die Antheren 9.5 mm lang. Die Gesamtlänge des Griffels samt den 3 mm langen Narbenlappen betrug 34 mm. Dabei ist jedoch zu beachten, daß alle diese Maße nur als Verhältniszahlen zu werten sind, da die Größe der Blüten außerordentlich großen Schwankungen unterliegt. Die in allen Teilen viel kleinere var. *galiciensis* (Bess.) Aschers et Graebn., die bisher nur aus Galizien und Siebenbürgen bekannt ist, hat erheblich kleinere Blüten, die auch eine nur wenig gebogene Perigonröhre besitzen und daher mehr aufrecht stehen. Aber auch mährische Exemplare erreichten bei weitem nicht die oben angeführten Maße.



Fig. 769. *Gladiolus imbricatus*, Narbe. (Original B.)

Die Narbenlappen sind fast vom Grunde an gleichmäßig verbreitert schmal, verkehrt-lanzettlich, stumpf. Von etwa der halben Länge an tragen sie nur am Rande dicke, große Narbenpapillen[1]). (Fig. 769.)

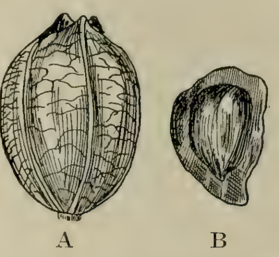


Fig. 770. *Gladiolus imbricatus.* A = Kapsel, B = Samen. (Verändert nach Hegi.)

Blütenbiologie. Infolge der Länge des Griffels, der die Staubbeutel im oben angeführten Falle um etwa 7 mm, bezw. bis zur Teilungsstelle der Narbenlappen um 4 mm überragt, kann es zu spontaner Autogamie kaum jemals kommen. Die ganze Blütenrichtung gleicht überhaupt jener von *G. palustris*; auch hier sind sicher Hummeln die legitimen Bestäuber, doch liegen genaue Angaben nicht vor.

Frucht und Samen. Die Kapsel ist kurz verkehrt-eiförmig, aber stumpf dreikantig und besitzt drei Furchen (Fig. 770A). Im unteren Teil ist sie häufig runzelig, da die untersten Samenanlagen unentwickelt bleiben.

Der Samen ist geflügelt, dadurch ziemlich flach. Der Flügelsame ist jedoch etwas schmäler als bei der vorigen Art. Jedenfalls erfolgt auch hier die Verbreitung durch den Wind.

30. Gladiolus illyricus Koch., Illyrische Siegwurz.

Diese Art ist die südeuropäische Form des „*Palustris*-Kreises", und wie *G. imbricatus* durch Zwischenformen mit *G. palustris* verbunden; nach Zenari (163) fehlt jedoch ein unmittelbarer Übergang zwischen *G. illyricus* und *G. imbricatus*, obwohl ein solcher in Südosteuropa erwartet werden könnte, wenn man die Areale dieser beiden Arten miteinander vergleicht. (Fig. 771.)

Das Gesamtareal beginnt im Osten im Kaukasus und Kleinasien, vermutlich — nach Halacsy — kommt er auch in Griechenland vor, sicher in Albanien, Serbien, Bosnien, der Herzegowina und Dalmatien und weiter in Kroatien, dem östlichen Küstenland und auf Istrien. In Krain reicht *G. illyricus* nördlich bis Postumia (Adelsberg) und kommt in Unterkrain auch auf dem Berge Nanos vor; im oberen Savetal läßt er sich mit einigen anderen mediterranen Arten bis Dobrava und in die Saveschlucht bei Moste verfolgen[1]). Vom Küstenland aus dringt diese Art auch in das Kanaltal in Kärnten vor. Im heutigen Italien scheint die Art nach Zenari auf Istrien und Friaul beschränkt zu sein. Zenari zitiert Marchesettis Fundortsangaben aus diesen Gebieten: Contovello, Servola, Zaule, Stramare, Bolliunz,

[1]) Die Abb. 404 b auf S. 304 in Hegi's Fl. v. Mitteleuropa, Bd. II, zeigt eine sehr irreführende Strichelung auf der ganzen Innenfläche der Narbenlappen, durch die der irrige Anschein erweckt wird, als sei die ganze Innenfläche mit Papillen bedeckt.

Dollina, Rodig, M. Volnig, Becca, Clanez, Presnizza, Oleron, Ospo, M. Gason, M. Slaunig, Sicciole, V. della Dragogna etc. Auch Gortani fand ihn nur in Friaul: in der Pineda sinistra, bei Nogaro und zwischen Paradiso und Cartions. Im Herbarium von Turin befinden sich auch Exemplare aus Cervignano und Vernasso. Z. selbst sammelte *G. illyricus* im Friaul auch bei Cardenons und Polzenigo. Im Herbarium des botanischen Institutes der Universität Wien befinden sich auch von Evers gesammelte Exemplare vom Mte. Maggiore (Istrien) und vom istrianischen Karst aus der Umgebung des Seees Klanec nächst der Bahnstation Herplje.



Fig. 771. *Gladiolus illyricus*, Verbreitung. ● isolierter Standort. (Nach der Literatur B.)

Nach Friaul folgt eine weite Unterbrechung des Areals und erst in Teilen von Süd- und Mittelfrankreich, sowie in Spanien und Portugal kommt *G. illyricus* wieder vor. Wohl von Frankreich aus mag er in einzelne Teile Englands, z. B. Devonshire, vorgedrungen sein.

Ganz isoliert und wohl sicher nur auf Verwilderung zurückzuführen ist der von Hayek (a. a. O. S. 252) angeführte einzige Standort in den Sudetenländern, im sogenannten „Haj" bei Bisenz.

Was die Standortsverhältnisse anlangt, scheint sich *G. illyricus* ganz ähnlich wie *G. palustris* zu verhalten. Die von Zenari gemachten Angaben beziehen sich sämtlich auf Wiesen, namentlich auf feuchte Stellen auf ihnen. Auch am Nanos in Unterkrain wurde er auf Grastriften gefunden, doch liegen hier leider keine Angaben über den Feuchtigkeitsgehalt vor. Im oberen Savetal wird er nach Beck[1]) von typisch mediterranen Arten, wie *Asparagus tenuifolius, Onobrychis Tommasiniana, Linum narbonense, Galium Schultesii* und *Cirsium pannonicum* begleitet[2]).

Die **Knolle** ist mehr oder weniger kugelig und bis 2 cm — mit den Hüllen oft noch mehr — dick. An istrianischen Exemplaren konnte ich eine ziemlich ausgeprägte Exzentrizität feststellen. Die Hüllen sind rotbraun, aus feinen, dichtgedrängten, parallelen Fasern gebildet, die gegen die Basis zu meist spreizend auseinanderreißen. Im oberen Teil der Hüllen bilden die Fasern ein aus sehr zahlreichen, aber sehr feinen, schmalen Maschen bestehendes Netzwerk.

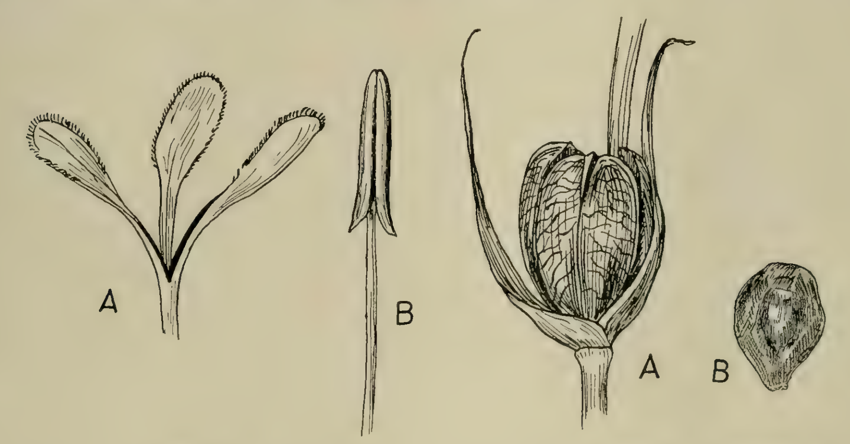


Fig. 772. *Gladiolus illyricus.* A Narbe. (Original B.) B Staubblatt. (Nach Hegi).

Fig. 773. *Gladiolus illyricus.* A Frucht. B Samen. (Nach Hegi.)

Wuchs. Der Stengel erreicht eine Höhe von etwa 30—50 cm und überragt infolgedessen die 2—3 nur 20—40 cm langen Blätter. Diese sind ziemlich schmal und ohne Ausnahme allmählich zugespitzt. Ihre Länge nimmt vom untersten Blatt zum obersten sehr rasch ab, so daß sie sehr ungleich sind. Auch die Hochblätter sind lanzettlich-spitz und sehr ungleich lang, dabei viel kürzer als die Blüte. Meist sind sie grau und rot überlaufen.

Die lockere Ähre besteht meist aus 3—6, nur selten 7—10 Blüten. Da die Perigonröhre meist wenig gekrümmt ist, ist auch die Einseitigkeit der Ähre nicht stark ausgeprägt.

Blüte. Außer der meist geringeren Krümmung der Röhre zeigen die Blüten keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den beiden ersten Arten. Sie sind ziemlich groß, gewöhnlich 3 cm und darüber lang. Die Perigonabschnitte sind länglich

[1]) Nach Beck, Vegetationsstudien in den Ostalpen, Bd. II, S. 101 u. 126.

[2]) Die Angaben lassen allerdings nicht erkennen, ob diese mit ihm vergesellschaftet auftreten, oder nur gleich *G. illyricus* so weit vordringen.

rhombisch, stumpf, aber etwas stachelspitzig. Nur der oberste Abschnitt ist breiter und etwas länger als die übrigen. Die Filamente sind länger als die Antheren, deren Zipfel am Grunde spreizen im Gegensatz zu *G. palustris.* Auch die Narbenlappen schließen sich in ihrer Form den vorigen Arten an. Am Grunde linealisch, verbreitern sie sich ziemlich plötzlich von der Mitte an und sind in eine rundlich eiförmige, unten etwas rinnige Platte mit warzig gewimpertem Rand verbreitert. (Fig. 772[1]).

Die Frucht ist verkehrt eiförmig, an der Spitze eingedrückt, stumpf dreikantig. Der Samen ist auch bei dieser Art geflügelt. (Fig. 773.)

Zenari beschreibt eine Reihe von Exemplaren, bei der in der Faserbildung der Knollenhüllen ein deutlicher Übergang zwischen *G. illyricus* und *G. palustris* festzustellen ist. Meist haben diese Exemplare die grobe Faserung von *G. palustris,* aber das für *G. illyricus* charakteristische feine Maschenwerk; andere zeigen die charakteristischen Staubgefäße von *G. illyricus* mit dem Knollennetzwerk eines *G. palustris.*

31. Gladiolus segetum Kerr.-Gawl. Saat-Siegwurz.

Auch diese Art ist ausgesprochen mediterran. Auch *G. segetum* wird von Ascherson u. Graebner mit den vorgenannten Arten wie auch mit dem folgenden *G. communis* zu einer Gesamtart vereinigt. Aber doch ist gerade *G. segetum* verhältnismäßig stark von den vorhergehenden Arten wie von *G. communis* verschieden, indem er ungeflügelte, kantig-kugelige Samen besitzt. Ohne Rücksicht auf diesen Umstand haben sowohl Baker als auch Ascherson und Graebner und nach ihnen eine Reihe neuerer Autoren auch *G. dubius* Guss. als Synonym mit *G. segetum* vereinigt. Zenari wendet sich — wohl mit Recht — gegen diese Auffassung und weist darauf hin, daß bei *G. dubius* die Filamente länger als die Antheren sind, während es beim eigentlichen *G. segetum* gerade umgekehrt ist, und ferner, daß sich *G. dubius* auch durch die geflügelten Samen unterscheide. Parlatore und mehrere ältere Autoren vereinigen *G. dubius* wieder mit *G. illyricus,* was aber noch weniger angängig erscheint. Jedenfalls ist die Stellung von *G. dubius* noch bei weitem nicht so weit geklärt, daß seine Einreihung als Synonym zu *G. segetum* berechtigt erscheint. Eher möchte man ihn als Zwischenglied zwischen *G. illyricus* und *G. segetum* ansehen.

Die Unklarheit in der Artabgrenzung bringt es aber mit sich, daß sich eine sichere Arealbegrenzung nicht durchführen läßt. Die folgenden Angaben sind infolgedessen nur so zu verstehen, daß „*G. segetum*" in der Artabgrenzung nach Ascherson und Graebner gemeint ist, also einschließlich *G. dubius.*

Verbreitung. (Fig. 774.) Das Gesamtareal dieser Art ist in ost-westlicher Richtung sehr ausgedehnt. Es umfaßt das Mittelmeergebiet von Spanien über das südliche und westliche Frankreich, Italien, die Balkanhalbinsel, die Krim bis Kleinasien, Syrien und Persien und den Kaukasus. Von Spanien aus reicht es aber noch weit nach Südwesten und erreicht noch Madeira und die Kanarischen Inseln, also subtropisches Gebiet. Ebenso kommt *G. segetum* auch in Nordafrika vor.

Nach Mitteleuropa ragt das Areal von *G. segetum* nur in einzelnen mediterranen Einstrahlungen. So kommt er im Küstenland — im österreichischen wie im kroatischen — samt Istrien und den Dalmatischen Inseln und anschließend in Dalmatien, Bosnien, der Herzegowina und Montenegro vor. Vom ehemals österreichischen Küstenland und Istrien aus reicht das Areal in die Lombardei und nach Venetien, von wo aus es wieder seine Ausläufer nach Mitteleuropa entsendet und zwar nach Südtirol, wo *G. segetum* bei Rovereto, Isera, Ravazzone und Vò, sowie im Val Morbia in Vallarsa auftritt, und in den südlichen Tessin, wo er bei Lugano und Locarno vorkommt. Weiter westlich reicht die Verbreitung über die Riviera,

[1]) Die Abb. in Hegi, Fl. Mitteleurop. II, S. 305, Fig. 405 c ist schlecht!

Savoyen und Provence bis in die Dauphiné, wo er bis Gap ansteigt, und im Rhonetal bis Genf.

In bezug auf die Standortsverhältnisse verhält sich *G. segetum* gerade umgekehrt wie *G. palustris* und *G. illyricus*, indem er trockene Standorte bevorzugt. Namentlich bewohnt er trockene Wiesen und steinige — aber bestens drainierte — Hügel. Dementsprechend tritt er auch in Weinbergen auf und kommt in Feldern als Ackerunkraut vor. Leider liegen keine exakteren Standortsuntersuchungen über diese Art vor, wie auch keine Angaben über seine Vertikalverbreitung zu finden waren.

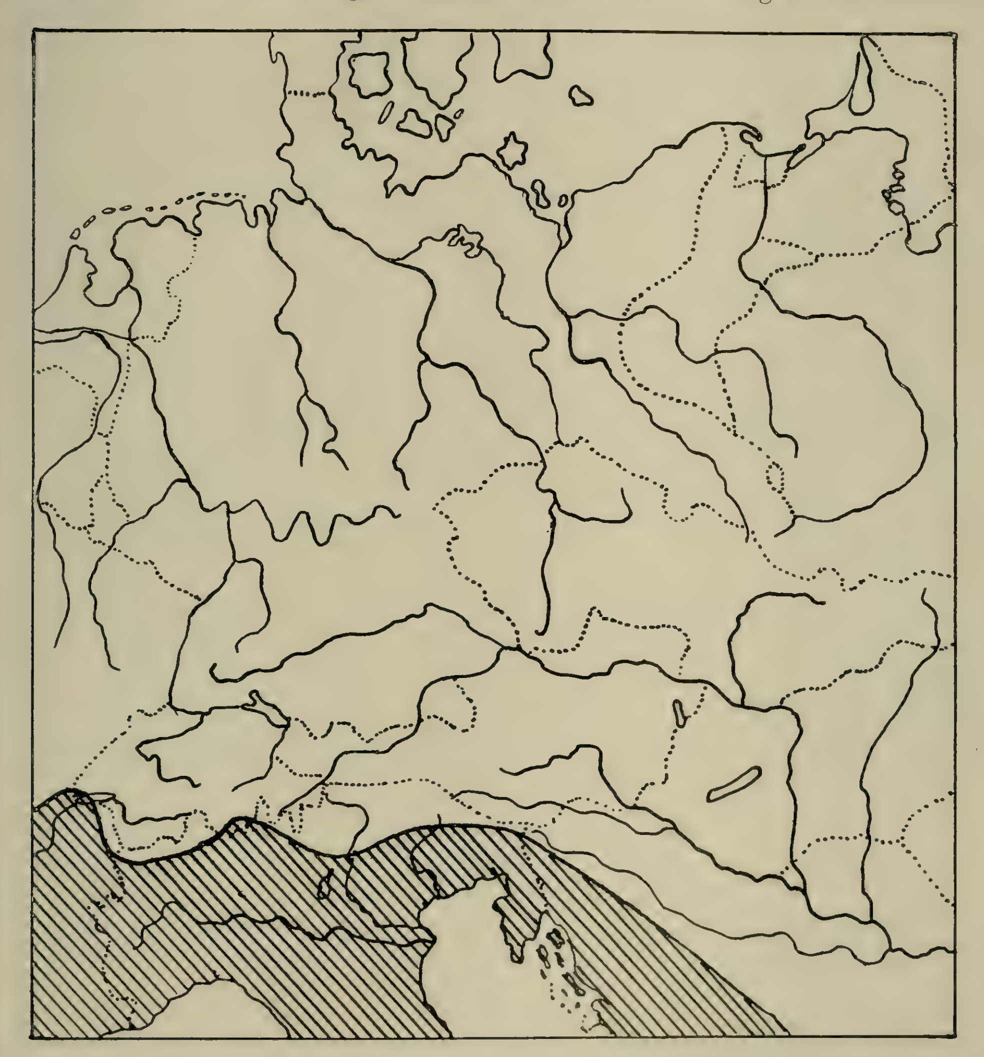


Fig. 774. *Gladiolus segetum*, Areal. (Nach der Literatur B.)

Knolle und Wuchs. (Fig. 775.) Die Knolle ist ziemlich groß, bis über 2.5 cm im Durchmesser, meist kugelig, seltener etwas eiförmig. Ihre Hüllen sind matt gelbbraun, mäßig stark, aber mit ziemlich starken Adern, die im unteren Teil der Hülle parallel verlaufen, im oberen, etwa von der Mitte an, netzig verbunden sind.

Die 3—4 Blätter sind 30—60 cm hoch und 1.4—2 cm breit (nach Ascherson-Graebner selten mehr als 1.5 cm, was nach meinen Beobachtungen nicht für das

unterste Blatt zutrifft). Von der schmalen Scheide verbreitern sie sich allmählich bis zur Basis der Spreite, an der sie am breitesten sind, um von dort aus wieder allmählich in eine lange Spitze auszulaufen. Sie können kürzer als die Ähre sein, aber auch gleich lang oder selbst etwas länger als diese. Vielleicht ist es als eine xeromorphe Anpassung anzusehen, daß sie außer den zarten Längsnerven noch in wechselndem größeren Abstand stets mehrere sehr starke, ziemlich vorspringende Längsnerven besitzen.



Fig. 775. *Gladiolus segetum.* (Nach Beal.)



Fig. 776. *Gladiolus segetum*, Blütenstände. (Nach Beal.)

Von den Spathablättern, die sehr ungleich groß, lanzettlich und im ganzen grün sind, ist das untere 25 bis über 35 mm lang und erreicht also fast die Länge der Blüte.

Der ebenfalls bis 60 cm hohe Stengel trägt eine lockere, sechs- bis zehnblütige, nicht immer streng einseitswendige Ähre (B).

Blüte. (Fig. 776—779.) Die Blüten von *G. segetum* sind sowohl in Bezug auf ihre Größe wie auch auf ihre Gestalt ziemlich veränderlich. Im allgemeinen mag als recht charakteristisches Kennzeichen betrachtet werden, daß namentlich das oberste Perigonblatt gewöhnlich verhältnismäßig weit von den anderen absteht,[1])

[1]) Die in Hegi, Fl. Mitteleurop. II, S. 303, Fig. 403 d wiedergegebene Blüte ist höchst untypisch, ich glaube sogar, daß es sich um eine Blüte von *G. communis* handelt. Vielleicht erklärt sich so auch Hegi's Angabe (S. 302), *G. communis* sei nächst verwandt mit *G. segetum*, wofür ich keinerlei Begründung finden kann. Samen und Narbe bildet Hegi richtig ab.

aber auch die beiden seitlichen oft fast flügelartig von den dicht übereinander gestellten drei Abschnitten der Lippe entfernt sind. (Fig. 776.) Dies ist zwar bei *G. palustris* auch der Fall, doch sind die Perigonabschnitte bei *G. segetum* nicht so deutlich genagelt wie bei diesem, sondern verbreitern sich allmählich zu schmal länglicher Form und sehen dadurch schlanker aus. (Fig. 777.) Wie bei *G. illyricus* ist die Perigonröhre mit ihrem unteren Teil weit vorgeschoben, so daß sie einen schiefen Trichter bildet, an dessen weitest vorgeschobenem Rand das mittlere Blatt des Labellums entspringt. Daran schließen sich die beiden seitlichen Abschnitte des Labellums an, die infolgedessen mit ihrem unteren Rand weiter als mit dem oberen in die Röhrenbildung eingehen. Die beiden Seitenblätter sind wieder etwas zurückgesetzt und fast schon am Beginn des

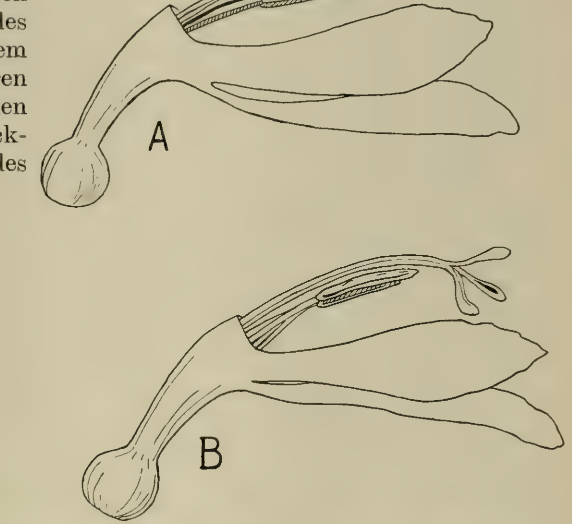


Fig. 777. *Gladiolus segetum*, Seitenansicht der Blüte. (Original B.)

Fig. 778. *Gladiolus segetum*. A männliches Stadium der kurzgriffeligen Form, B Zwitterstadium der langgriffeligen Form. Der obere Teil der Blütenhülle ist weggeschnitten. (Nach Skizzen Kirchners.)

erweiterten Teiles der Perigonröhre ist das oberste Perigonblatt inseriert. Diese Vorstreckung des unteren Randes der Perigonröhre hat einen bedeutenden Einfluß auf die Biegungsfestigkeit des Labellums, das nun leicht auch schwere Hummeln zu tragen imstande ist. Der untere Teil der Perigonröhre ist eng, vom Grunde aus nur wenig sich erweiternd und auch nur schwach gekrümmt.

Die Blütenfarbe ist ein mehr oder weniger lebhaftes helles Purpurrot, oft dunkler als bei den vorigen Arten. Stets besitzen die Abschnitte des Labellums den auch für die beiden vorgenannten Arten typischen dunkelpurpurn eingefaßten weißen Mittelstrich als Saftmal. (In der Fig. 776 nicht deutlich zu sehen, da zur Aufnahme der verhältnismäßig dunklen Blüten stark rotempfindliche Platten verwendet werden müssen, die den Purpurrand nicht hinreichend dunkel wiedergeben.)



Fig. 779. *Gladiolus segetum*, Narbe. (Nach Hegi.)

Entsprechend der variablen Blütengröße stimmen die in der Literatur vorkommenden Maßangaben oft nicht überein. Hottes (83) gibt für die Perigonröhre die Länge von ca. 6.3—8 mm ($\frac{1}{3}$—$\frac{1}{4}$ in.), für die Perigonabschnitte 25.4—38 mm (1—$1\frac{1}{2}$ in.) an, nimmt aber schon ziemlich weite Grenzen der Schwankung an, die aber

doch wohl noch überschritten werden. Knuth (**102**) nennt als Gesamtlänge der Blüte 35—45 mm, von denen 10 mm auf die Röhre entfallen. Daß auch er noch die Grenze nach oben zu eng nimmt, beweisen Messungen Kerners (Manuskript), der die Perigonröhre mit 10 mm Länge und 3 mm Weite fand, die Abschnitte — vom oberen Rand der Perigonröhre an gemessen — aber noch in folgender Länge: das oberste Perigonblatt 45 mm, die mittleren (seitlichen) 35 mm, die seitlichen Blätter des Labellums 41 mm, und das mittlere Labellumblatt 42 mm lang. Diese Maße geben sehr gut die relativen Längenverhältnisse wieder, denn stets sind die beiden Seitenabschnitte, die „Wangen" des Schlundes, die kürzesten. Den Fruchtknoten fand Kerner 5 mm lang. Als Gesamtlänge der Blüte ergibt sich also nach Kerners Messung 60 mm mit dem Fruchtknoten. Diese Länge konnte ich auch an Herbarmaterial verschiedener Standorte feststellen; an kultivierten Exemplaren wurde sie selbst noch überschritten. (**102**, 83, A. und Gr., Kerner [Manuskr.] B.)

Blütenbiologie. Kerner (Manuskript) fand bei *G. segetum* eine ausgeprägte Heterostylie, indem er eine kurzgriffelige und eine langgriffelige Form, sowie eine in der Griffellänge intermediär stehende Form feststellte. (Fig. 778.) Delpino (**32**) fand rein weibliche Exemplare.

In der kurzgriffeligen Form, deren nektarführender enger Perigontubus 11 mm lang war, während die ganze Blumenkrone 48—57 mm Länge erreichte, waren die Staubblätter zunächst 38 mm lang, wovon 23 mm auf das Filament kamen, auf die Antheren, infolge der verlängerten Beutel, 16 mm. Der Griffel samt den Narben war nur 37 mm lang; die Narbenlappen, die in diesem Stadium noch nicht konzeptionsfähig sind und zusammengefaltet liegen, überragen die Spitzen der Antheren also nicht. Die Antheren haben aber bereits ihre Fächer geöffnet und entlassen Pollen. Die Blüten sind also deutlich protandrisch. Später werden die drei Narbenlappen divergierend und zeigen sich nun als löffelförmige, aus einem dünnen Stielchen verbreiterte Äste, die etwas tütenförmig nach innen gerollt sind und in ihrem vordersten Drittel am Rande wulstig mit Papillen besetzt sind. (Fig. 779.) Der Griffel krümmt sich nun etwas mehr nach abwärts und die drei Narbenäste schieben sich zwischen die Spitzen der noch immer mit Pollen bedeckten Antheren ein. Hiebei findet natürlich Selbstbestäubung statt, da die papillösen Ränder der Narbenäste an den Antheren Pollen abstreifen.

Bei der langgriffeligen Form Kerners war die Perigonröhre in ihrem engen Teil unter den Nektarlöchern 9 mm lang, das ganze Perigon 56—62 mm lang. Die Staubfäden waren 13.5 mm, die Antheren 13 mm lang, so daß infolge der Überschneidung der Längen das ganze Staubblatt 26 mm Länge hatte. Dieser Verkürzung der Staubblätter dieser Form im Vergleich zur kurzgriffeligen stand aber noch eine Verlängerung des Griffels einschließlich der Narben auf 41 mm gegenüber. Infolgedessen überragt die Narbe die Spitzen der Antheren um 6.5 mm. Schon im Beginn der Anthese vor Erlangung der Konzeptionsfähigkeit ragt die Narbe über die Antheren vor, und später, wenn sich die drei bis dahin zusammengelegten Narbenlappen entfaltet haben, liegen sie um 6—8 mm vor den Antherenspitzen. Bei der horizontalen oder schräg aufrecht abstehenden Lage der Blüten ist eine spontane Selbstbestäubung ausgeschlossen. Hingegen ist Fremdbestäubung leichter möglich als bei der kurzgriffeligen Form. Indem sich der lange, dünne Griffel etwas über die Rücken der drei dicht zusammenschließenden Antheren herabneigt, stellt sich die Narbe zur Zeit der Konzeptionsfähigkeit tiefer vor den Blüteneingang. Sie kommt so in eine Lage, in welcher sie von besuchenden Insekten notwendig gestreift werden muß. Dabei können allerdings wohl auch aus der Blüte auskriechende Insekten Pollen derselben Blüte auf die Narben bringen. Spontane Selbstbelegung wäre aber nur so möglich, daß die Narbe immer tiefer sinkt und der Griffel zwischen den gegen Ende der Anthese sich etwas lockernden Antheren durchfällt, wodurch die Narbe schließlich auf die konkave Seite der unteren Perigonzipfel zu liegen kommt. Diese

Perigonzipfel sind immer mit Pollen bestreut, welcher aus den Antheren herausgefallen ist, und, da sie nach außen zu abschüssig sind, kollert der Blütenstaub in der konkaven Rinne gewöhnlich noch über die Stellen hinauf, auf welche er abgefallen ist, oder er wird wohl auch durch die besuchenden Insekten verstreut. So kann nun die Narbe noch mit eigenem Pollen, der auf dem Labellum liegt, belegt werden. Sicher ist dies natürlich nicht, ebensowenig daß diese Bestäubung noch eine Befruchtung herbeiführen kann. Man kann daher sagen, daß die langgriffelige Form vorzüglich auf Fremdbestäubung angewiesen ist und nur ausnahmsweise Selbstbestäubung eintritt, während es bei der kurzkriffeligen Form sich gerade umgekehrt verhält.

Die mittelgriffelige Form hat ein 52—57 mm langes Perigon mit einer 9—10 mm langen Perigonröhre. Die Staubfäden sind 13 mm, die Antheren 17 mm lang; da der Griffel samt den Narbenästen 41 mm lang ist, die Staubblätter aber erst am Ende der Perigonröhre inseriert sind, werden die Antherenspitzen von den Narben um 1 mm überragt. Infolge dieser Einrichtung hat die mittelgriffelige Form gleich günstige oder — wie Kerner meint — richtiger gleich ungünstige Aussichten, durch Fremdbestäubung oder durch Selbstbestäubung befruchtet zu werden. Der Griffel ist so kurz, daß die Narbe nicht vor den Eingang herabsinken kann, und es findet daher, wie Kerner meint, gewiß nur selten Fremdbestäubung durch Insekten statt, da die Insekten auf die unteren Perigonzipfel anfliegen und in die Blüte kriechen, wobei sie mit dem Rücken die Antheren streifen. Nur dann können Insekten beim Hineinkriechen zuerst mit der Narbe in Berührung kommen, wenn sie hinreichend groß sind, also etwa Hummeln mit einem Körperdurchmesser von 1 cm. Selbstbestäubung findet aber ebenfalls nicht leicht statt, da die empfängnisfähigen Narben doch über die Antherenspitzen vorragen. Es könnte also nur durch ein Durchsinken des Griffels zwischen den Antheren die Narbe auf den, auf den Perigonabschnitten liegenden Pollen fallen und auf diese Art Selbstbestäubung eintreten, was natürlich problematisch ist.

Als Besucher beobachtete Loew (**116**) außer normal saugenden und Bestäubung bewirkenden Hummeln auch kleinere, für die Blüte nutzlose Apiden (*Apis*, *Anthrena*). (**32**, 95 II, **102**, **116**, **119**, 14, 83, Kerner, Manuskript.)

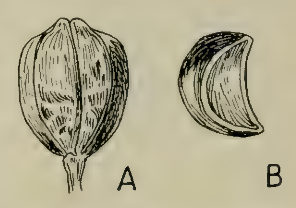


Fig. 780. *Gladiolus segetum.* A Kapsel. B Samen. (Nach Hegi.)

Frucht und Samen. (Fig. 780.) Die Kapsel ist kugelig-verkehrt-eiförmig bis fast 2 cm lang, dreifurchig und stumpf dreikantig, querrunzlig und an der Spitze eingedrückt. Die Samen sind abgeplattet kugelig bis birnförmig. Sie haben keine Flügel. An eine Verbreitung durch den Wind können sie daher nicht angepaßt sein. Vielleicht hängt dies mit den trockenen Standorten zusammen.

32. Gladiolus communis L. Gemeine Siegwurz.

Diese Art ist zwar in Mitteleuropa recht verbreitet, doch stammen ihre zerstreuten Standorte daher, daß diese schöne Wildform häufig in Gärten gepflegt wird und früher, vor der Einführung der schöneren afrikanischen Arten und deren Hybriden, gewiß noch viel mehr gepflegt wurde. Schon bei den alten Griechen und Römern wurde diese Art kultiviert. Beal (14) bemerkt, daß schon Atheneus mitteilt, daß man auf die Gräber von Jungfrauen Gladiolen gepflanzt habe. So ist es leicht erklärlich, daß *G. communis* auch vielfach in mitteleuropäische Gärten gelangte und von diesen nicht selten entsprang. In geeigneten Gebieten hat er sich dann vollkommen eingebürgert.

Wirklich wild dürfte diese Art aber nur im Mittelmeergebiet sein. Nach Ascherson und Graebner kommt sie in Südfrankreich, Korsika, Italien, der nördlichen Balkanhalbinsel, auf der Krim, im Kaukasus und in Persien vor.

Ihren Standort hat diese Art anscheinend ähnlich wie *G. imbricatus.* Soviel zu ermitteln ist, kommt sie auf Wiesen und in Gebüschen vor, seltener auf Äckern. Nach Beal (14) berichtet schon Dioskorides von einem purpurn blühenden *Gladiolus*, der besonders häufig auf kultiviertem Boden wächst; Beal vermutet, daß damit wohl *G. communis* gemeint sei.

Wuchs. Von allen besprochenen Arten ist *G. communis* die kräftigste; sie erreicht eine Höhe von 30—60 cm, aber auch bis fast 1 m. Dennoch ist die eiförmige Knolle nur etwa 20 mm dick. Ihre Hüllen sind derbfaserig. Die Fasern laufen parallel und sind höchstens oberwärts in schmalen Maschen verbunden. In dieser Hinsicht ähneln sie denen von *G. segetum*; dennoch glaube ich nicht, von einer besonders nahen Verwandtschaft dieser beiden Arten sprechen zu dürfen, wie dies Hegi tut. Die Unterschiede in der Blüte sind m. E. zu groß, um ein Merkmal, das, wie die Reihe *G. imbricatus* — *G. palustris* — *G. illyricus* zeigt, auch noch großen Schwankungen unterliegt, phylogenetisch verwerten zu dürfen. Die drei bis fünf Blätter sind ziemlich breit, bis über 1.5 cm, spitz, und haben nicht sehr derbe Nervatur.

Die ziemlich starre, stark einseitswendige Ähre trägt meist 5—10 ansehnliche Blüten. Sehr charakteristisch sind die Spathablätter, die eine abgesetzte kurze Stachelspitze tragen.

Blüte. (Fig. 781.) Die ansehnlichen Blüten sind lebhaft rot, nur die Perigonröhre ist braunrot. Die drei Abschnitte des Labellums tragen auch bei dieser Art einen lanzettlichen, von einer dunkelroten Linie eingefaßten weißen Mittelstreifen.

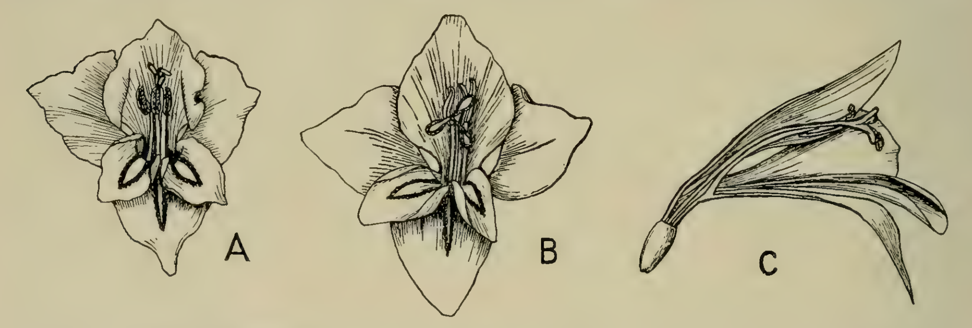


Fig. 781. *Gladiolus communis*, Blüte. A junge Blüte vor dem Aufspringen der Antheren von vorn. B, C ältere Blüte im weiblichen Zustand von vorne und im Längsschnitt. (Original K.)

Die etwa 10—15 mm lange Perigonröhre ist schmal trichterförmig, am Grund nur 2 mm, oben 5 mm weit und wenig stark gekrümmt. Alle Perigonabschnitte neigen hier glockenförmig zusammen, indem ihre Ränder infolge der Breite der Abschnitte übereinander greifen. Mit Ausnahme der schmalen inneren Abschnitte des Labellums, die nur etwa 8 mm Breite erreichen, sind alle Abschnitte des Perigons ziemlich gleich groß, die unteren allerdings länger als die oberen. Mit Einschluß der Röhre ist das oberste (innere) Blatt etwa 40—42 mm, die seitlichen sind 32 mm, das äußere Labellumblatt etwa 45 mm lang; die inneren Lippenblätter sind etwa 42 mm lang. Die Breite ist bei den großen Abschnitten gleichmäßig etwa 15 mm. Die inneren Abschnitte des Labellums rücken so nahe aneinander, daß sie miteinander den Grund des äußeren Labellumblattes fast ganz verdecken. Durch die Glockenform des Perigons ist der Eingang in die Blüte etwa 40 mm hoch und reichlich 40 mm breit. Die Staubblätter sind etwa 25 mm lang, wovon etwa 18 mm auf den Faden fallen; der Griffel samt den löffelförmigen, vom Grund aus allmählich sich verbreiternden Narbenlappen ist etwa 35 mm lang. Da die

Staubblätter aber, wie bei allen Gladiolen, erst in der Röhre des Perigons inseriert sind, stehen die Narben nur wenig über die Antherenspitzen vor, und daher nimmt Kirchner (86) an, daß spontane Selbstbestäubung stattfinden könne. Auch diese Art ist deutlich protandrisch.

Als legitime Bestäuber kommen für so große Blüten natürlich nur große Apiden in Frage. Nach Knuths Referat (**102**) beobachtete Schletterer in Tirol als Besucher *Bombus argillaceus* und *Xylocopa violacea*, die wohl sicher auch bestäuben, Buddeberg beobachtete in Nassau *Osmia rufa* ♀ und *Osmia adunca* ♂ saugend; von so kleinen Apiden dürfte aber kaum erfolgreicher Besuch zu erwarten sein (**102**, **143**, 86.)

Frucht und Samen. Die Kapsel von *G. communis* ist fast völlig elliptisch, tief dreifarbig mit drei oben kielartig vorspringenden, unten zu einer Furche eingedrückten Kanten, querrunzelig, an der Spitze eingedrückt. Die Samen sind breit geflügelt.

6. Gattung. **Sisyrinchium L.**, Grasschwertel.[1])

33. Sisyrinchium angustifolium Mill. (= *S. anceps* Cav. = *S. gramineum* Lam. = *S. montanum* Greene = *S. Bermudiana* L. p. p.) Schmalblättrige Grasschwertel, „Blue-eyed Grass".

Die Gattung *Sisyrinchium* gehört zwar nach den gebräuchlichen Systemen zu den Iridoideen, ist aber eine spezifisch amerikanische Gattung und in Europa nur in der einzigen Art eingeschleppt und darum, wohl aber auch aus dem Grunde, weil ich mich dieser Anschauung nicht anschließe, da mir eine so nahe Verwandtschaft nicht vorhanden zu sein scheint, stellte ich diese Art an den Schluß der Iridaceen-Bearbeitung.

Von allen Arten der Gattung ist nach Bicknell (l. c. III.) *Sisyrinchium angustifolium* weitaus die verbreitetste. In Nordamerika reicht ihr Areal von Newfoundland und New Jersey bis Saskatchewan und Montana und, längs der östlichen Gebirge, bis Virginia und im Westen bis ins südliche Colorado und noch westlich der Rocky Mountains. Bei einer so weiten Verbreitung ist es nicht zu verwundern, daß diese hübsche, zu Einfassungen gut geeignete Pflanze auch nach Europa gebracht wurde und infolge ihrer Anpassungsfähigkeit an sehr verschiedene Verhältnisse auch verwilderte. Besonders beachtenswert ist ein in jüngster Zeit bekannt gewordener Verwilderungsstandort auf feuchtem Waldboden des Plateau de l'Avant-garde bei Nancy, von dem Florentin und Lienhart (52) vermuten, daß die Pflanze im Weltkrieg eingeschleppt worden sei. Guinier[2]) stellt hingegen fest, daß dort „S. *Bermudiana*" gerade in der Nähe eines bekannten Standortes thermophiler Pflanzen gefunden worden sei, und hält es für möglich, daß das *Sisyrinchium* doch durch Vögel dorthin verschleppt worden sei. Guinier schreibt aber nichts darüber, ob unter den thermophilen Pflanzen der Gegend auch *Sisyrinchium* vorgekommen sei, und wie er sich eine Verschleppung der feinen Samen durch Vögel vorstellt.

Nach Ascherson und Graebner existieren Verwilderungen seit 1841 und zwar in Westfalen, im nordwestdeutschen Flach- und Hügelland, um Hamburg, in Mecklenburg, Brandenburg, im Harz, bei Darmstadt, in Baden, ferner in Böhmen, Mähren, Niederösterreich und Tirol.

---

[1]) Vergl. auch Bicknell, E., Studies in Sisyrinchium I—X, in Bull. Torrey Bot. Club XXVI (1899), XXVII (1900), XXVIII (1901), XXXI (1904).

[2]) Guinier, Ph., Observations à propos de la découverte du Sisyrinchium Bermudiana L. aux environs de Nancy. C. R. Soc. Biol. 90 (1924), S. 1059—1060; Ref. Bot. Centr. 146.

S. angustifolium ist, wenigstens in Europa, eine Wiesenpflanze. Alle Verwilderungen, mit Ausnahme der jüngsten bei Nancy, finden sich auf Wiesen und Grasplätzen. Nur jener Standort befindet sich auf Waldboden. Nach Britton und Brown (26) tritt es in Amerika auch auf Feldern, sonst aber gleichfalls in Wiesen auf. In Gartenkultur zeigt sich diese Art nicht wählerisch in bezug auf den Standort, blüht aber nur im Sonnenschein.

In vertikaler Hinsicht scheint das „blauäugige Gras“ der Amerikaner im allgemeinen nicht weit verbreitet, sondern mehr ein Bewohner des Hügellandes und Mittelgebirges zu sein. Nach Bicknell (l. c. III.) wurde es in Virginia noch in ca. 1200 m Seehöhe gefunden; im wärmeren Colorado hingegen gibt Bicknell Funde aus 1500 m, 1950 m und sogar 2700 m Höhe an. Bei der hohe Breiten erreichenden Nordgrenze dieser Art sind diese Höhen in südlicherem Gebiet leicht verständlich.

Die **Keimung** unterscheidet sich von den bisher besprochenen Iridaceen wesentlich durch die Tatsache, daß das Keimblatt, sobald es das hornige Endosperm des sehr kleinen Samens aufgebraucht hat, den Rest des Samens abwirft und ergrünt. Infolgedessen sorgt es schon für Assimilation. Vielleicht hängt diese Eigenschaft des Kotyledo mit der Kleinheit des Samens zusammen, die eine rasch nach der Keimung eintretende Assimilationstätigkeit notwendig macht. Genauere Untersuchungen liegen leider nicht vor.

Sproßaufbau. Die Grasschwertel bildet kleine, ungemein dichte, horstartige Rasen grasähnlicher, aber reitender, fächerartig angeordneter Blätter. Die einzelnen Blattfächer des Horstes sind in ihrer Breite sehr verschieden und stehen etwa kreisförmig angeordnet, so daß die Blattstellungsebenen ungefähr Tangenten bilden. Innerhalb des äußersten Kreises liegen aber noch mehrere, meist aber unregelmäßiger gestellte Reihen von Blattfächern. (Fig. 782.) Von außen betrachtet zeigen die Horste nach Entfernen der störenden ältesten Blattreste eine Anordnung der Blattfächer, die ihre Entstehung leicht erkennen läßt. (Fig. 782 A.) Neben einem besonders breiten Blattfächer, der sich daraus als der älteste zu erkennen gibt, stehen, mit der einen Fächerkante vorstehend, mehrere kleinere, von denen der dem alten Fächer zunächst liegende der kleinste ist. Jeder der jungen Fächer schließt mit der Symmetrieebene des alten einen Winkel ein, der um so größer wird, je weiter der Fächer von alten entfernt liegt; diese Neigung der Symmetrieebenen gegeneinander nimmt so rasch zu, daß schon der dritte fast einen Winkel von 90° mit der Ebene der Stammachse einschließt. Im ganzen liegt hier also eine Anordnung vor, die sehr an die, allerdings viel mehr ausgebreiteten und lockereren Horste von *Iris* erinnert.

Tatsächlich ist die Entstehung der *Sisyrinchium*-Rasen eine ähnliche, wesentlich verschieden nur durch die auffallend kurzen Internodien des dünnen Rhizoms, welches absolut keine Jahresgliederung nach Art der *Iris*-Rhizome erkennen läßt, und durch die ganz außerordentlich reiche Verzweigung desselben. (Fig. 783.)

Sehr erschwert wird die Untersuchung des Wurzelstockes, abgesehen von der reichen Verzweigung, namentlich durch die ungeheuer reiche Bewurzelung. (Vergl. Fig. 782, 783.) Die Wurzeln entspringen dicht, fast unmittelbar nebeneinander aus den vorderen Teilen des Wurzelstockes und zum Teil unter Durchbrechung der Blattbasis noch aus dem Grunde der Blattfächer selbst. Wenn auch die älteren, vorjährigen Wurzeln bereits abgestorben sind, bilden sie doch infolge ihrer ziemlich großen Zähigkeit im Verein mit den jungen Wurzeln einen dichten Wurzelfilz nach Art des Wurzelbüschels eines Gramineenhorstes. Von einer teilweisen fleischigen Verdickung der faserigen, aber saftigen Wurzeln, wie sie bei manchen Arten der Gattung vorkommen sollen, konnte ich bei *S. angustifolium* nichts bemerken. Die jungen Wurzeln sind etwas brüchig, glatt und weiß. Zugwurzelcharakter konnte ich nicht feststellen. Auch die bereits abgestorbenen älteren Wurzeln zeigen zwar eine faltig verschrumpfte Oberfläche, aber niemals die für kontraktile Wurzeln

charakteristische Querrunzelung. Der Grund der älteren Wurzeln bildet einen fast unentwirrbaren Filz mit den zahlreichen, zu dunkelbraunen Fasern aufgelösten Blattresten.

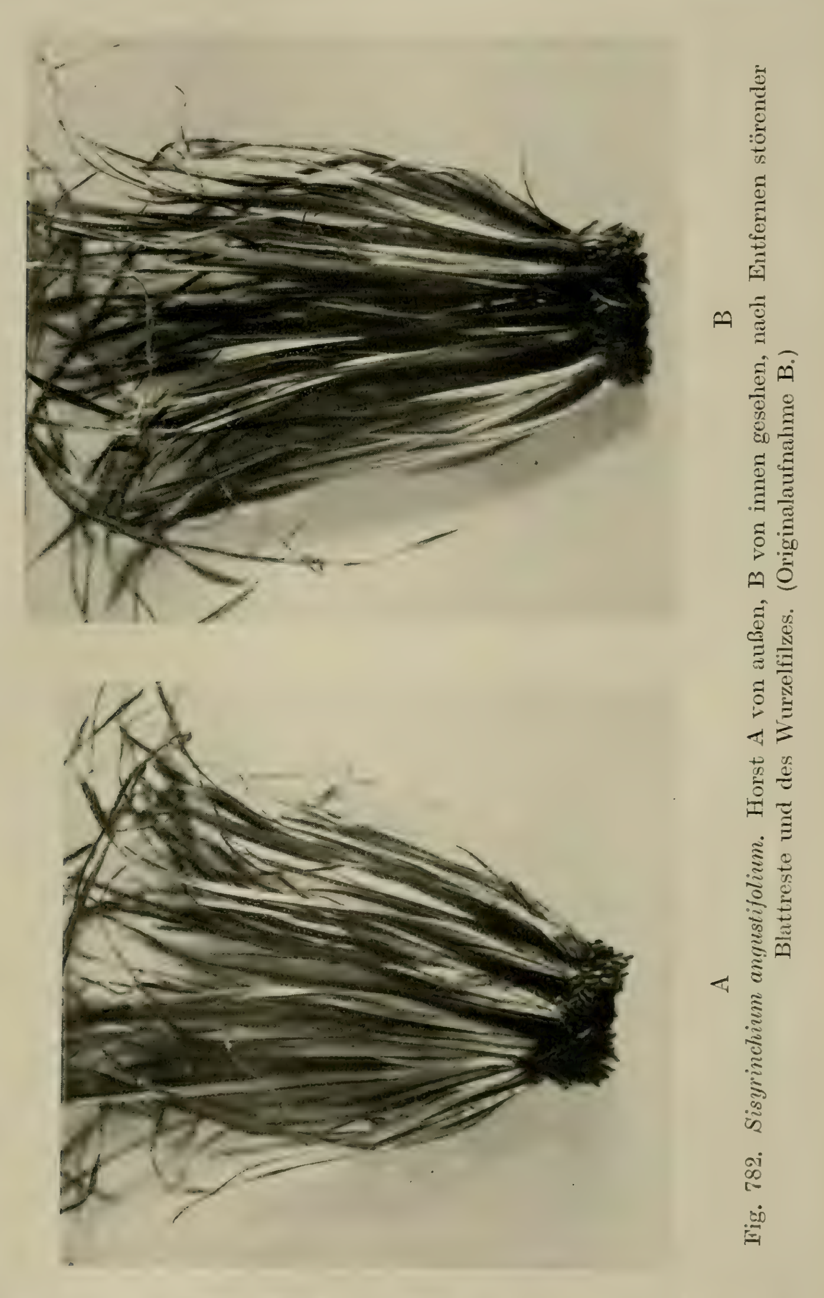


Fig. 782. *Sisyrinchium angustifolium.* Horst A von außen, B von innen gesehen, nach Entfernen störender Blattreste und des Wurzelfilzes. (Originalaufnahme B.)

Zwischen diesen alten, verrotteten Blattresten fallen in gewissen Abständen stärkere, zähe, im Gegensatz zu den Blattfasern stäbchenartig harte Reste auf, die von den blütentragenden Stengeln früherer Vegetationsperioden herrühren. Dieser scheint bei oberflächlicher Untersuchung seitlich aus dem Wurzelstock

zu entspringen. Es zeigt sich aber, daß das Rhizom unmittelbar hinter dem Rest einer Blütenstandsachse außerordentlich leicht abbricht, was infolge seiner holzartig zähen Beschaffenheit sonst nur an den Abzweigungsstellen der Seitentriebe der Fall ist. Die Bruchstelle läßt dann erkennen, daß der Wurzelstock an dieser Stelle auf eine kaum wahrnehmbar kurze Strecke überaus dünn wird. Dies ist sonst ebenfalls nur an der Ansatzstelle der seitlichen Verzweigungen der Fall, wird aber hinter der Blütenstandsachse dadurch verschleiert, daß eben die dünne Stelle außerordentlich kurz, nur Bruchteile eines Millimeters lang ist und der Wurzelstock dann sofort wieder die volle Dicke von etwa 1.5 mm annimmt, so daß er gar keine Unterbrechung zu erfahren scheint. Tatsächlich ist aber der Schaft der Infloreszenz terminal, und der in geradliniger Verlängerung des älteren liegende Rhizomteil ein zum Haupttrieb gewordener Seitentrieb. Der Sproßaufbau ist demnach auch hier sympodial.

Dies erweist sich bei der Zergliederung eines Blattfächers und Freilegung der Vegetationsspitze im Spät-

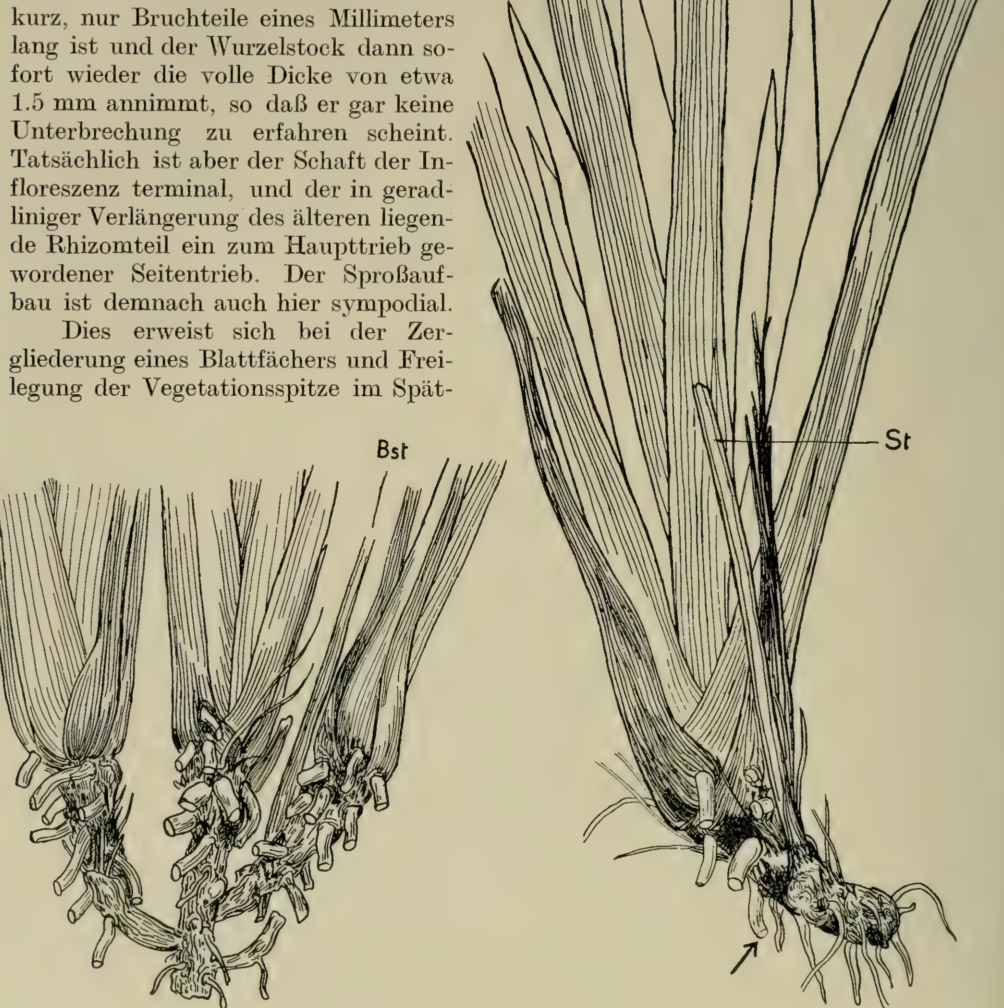


Fig. 783. *Sisyrinchium angustifolium.* Hauptsproß des Rhizoms mit drei Seitensprossen (der unterste ist zugrunde gegangen). Bst = ein alter Blütenstengel. (Original B.)

Fig. 784. *Sisyrinchium angustifolium.* Blattfächer im Herbst mit 3 Axillarsprossen (nicht gestrichelt). St = der vorjährige Stengel, an seinem Grunde (—➤) der unmerkliche Ansatz des diesjährigen Sprosses. (Original B.)

herbst. Um diese Zeit fällt es schon bei äußerer Betrachtung auf, daß bei älteren Blattfächern zwischen je zwei älteren, an der Spitze bereits absterbenden Blättern, ein bis drei junge Blätter mit den Spitzen hervorsehen. (Fig. 784.) Meist sind es hinter dem äußersten Blatt drei, hinter dem alternierenden zweiten zwei und weiter innen ein junges Blatt. Dies sind natürlich Blätter von Axillarsprossen, die im nächsten Jahr zu selbständigen Fächern heranwachsen, wie sich leicht beim Zerlegen des Fächers erkennen läßt. Werden alle Blätter bis zum Ende des Wurzelstockes abpräpariert, so findet man schließlich als terminalen Abschluß wieder ein kurzes, junges Blatt. Dieses zeigt jedoch nahe der engen Basis einen scharfen seitlichen Einschnitt. Es gibt sich dadurch als der junge Blütenschaft zu erkennen, dessen unteres Spathablatt bereits sehr stark entwickelt ist und ganz

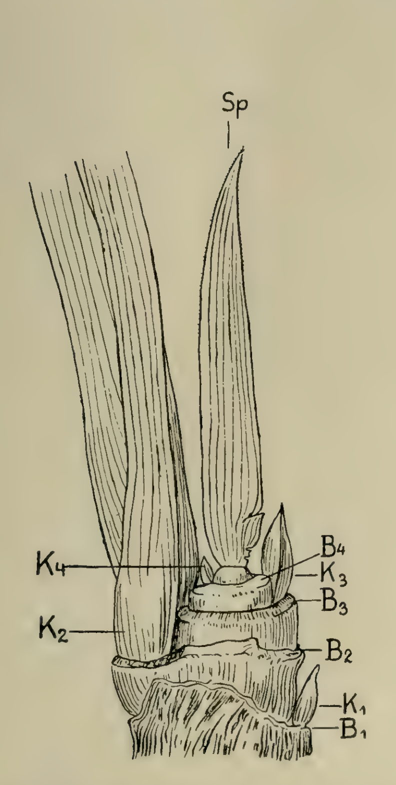


Fig. 785. *Sisyrinchium angustifolium.* Sproßendigung im Herbst nach Entfernung der Blätter, in deren Insertionen B_1—B_4 verschieden weit entwickelte Axillarsprosse K_1—K_4; terminal die Infloreszenzanlage, deren unteres Spathablatt (Sp) bereits weit entwickelt ist. (Original B.)

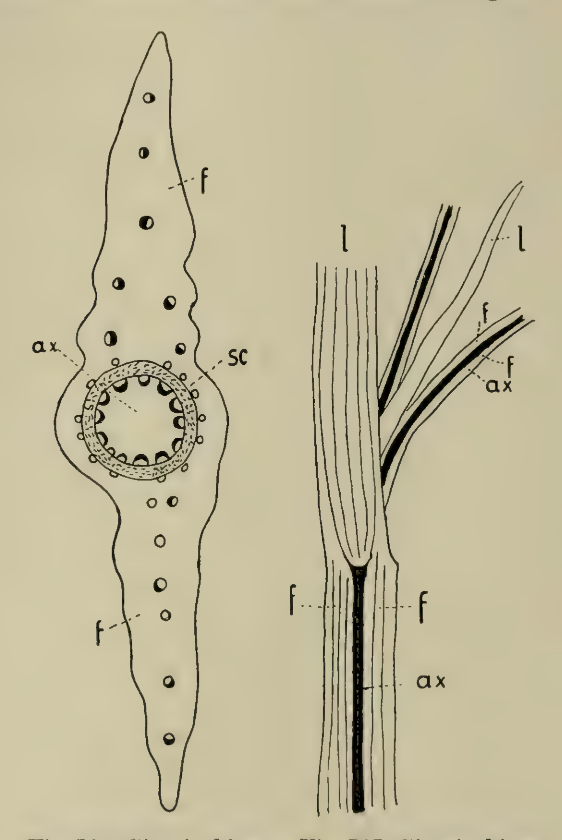


Fig. 786. *Sisyrinchium angustifolium,* Querschnitt durch den Stengel. *ax* = Achse, f Flügel, sc = Sklerenchymring der Achse. (Nach Arber.)

Fig. 787. *Sisyrinchium angustifolium,* Basis der Spatha. b = Blattorgane. *ax* = die schwarz ausgezogene Achse. f = Flügel. (Nach Arber.)

den Charakter eines jungen Laubblattes zeigt, während das obere Spathablatt nur ein kleiner Zipfel unter dem, die Blütenanlagen beherbergenden Spalte ist. In der Achsel jedes der abpräparierten Blätter steht eine Axillarknospe. Von den vier Blättern des nächstjährigen Sprosses besitzt das — von unten gezählt —

zweite den größten Axillartrieb. Dieser ist um diese Zeit bereits weit entwickelt und hat schon mehrere wohlausgebildete Blätter. (Fig. 785.) Von den übrigen Blättern hat das nächste (dritte) die größte Knospe, die aber noch rein im Triebknospenstadium steht. Dann folgt in der Größenanordnung die Axillarknospe des untersten Blattes. Die des obersten, die Schaftanlage noch teilweise einschließenden Blattes ist noch winzig klein. Die Blattstellungsebene der jungen Knospen liegt nicht mit der des Muttersprosses in gleicher Richtung, sondern schließt mit ihr einen etwas von 90° abweichenden Winkel ein. Dadurch kommt es später, wenn diese jungen Sprosse selbständig geworden sind, zu der oben geschilderten Winkeldifferenz der einzelnen Teile des Horstes (B).

Der oberirdische **Stengel**, der durch Streckung des kurzen, unter den Spathen liegenden Internodiums an der oben beschriebenen Anlage (Fig. 785) entsteht, ist bei dieser Art in der Regel blattlos, also ein Schaft. Nach Bicknell (l. c.) kommt es auch hie und da vor, daß er ein Blatt in der Nähe des Grundes trägt, aus dessen Achsel ein Seitensproß, gleichfalls ein Blütenstengel, sich entwickelt. Außerordentlich charakteristisch ist der Querschnitt des Schaftes. Dieser zeigt sehr deutlich, daß ein an sich runder, nicht abgeplatteter Achsenstrang mit im Querschnitt kreisrundem Sklerenchymring nur durch die Ausbildung zweier Flügel in einer Ebene flach, grasblattähnlich wird. (Fig. 786.) Die Flügel werden von mehreren Gefäßbündeln durchzogen. Aber auch außerhalb des Sklerenchymringes, diesem dicht anliegend, befinden sich noch Gefäßbündel, die offenbar nicht mehr zur Achse gehören. Arber (3, 4) faßt die Flügel als eine Verlängerung der Spatha, die an ihrer Basis den Stengel rings umfaßt, nach unten, bis an den Grund des Schaftes, auf, was bei dem kaum merklichen Übergang der Spatha in die Flügel (Fig. 787) viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Auch die außerhalb des Sklerenchymringes liegenden Gefäßbündel sprechen dafür, aber besonders auch die junge Anlage des Schaftes (Fig. 785), an der eine Differenzierung zwischen Spatha und Schaft noch ganz unmöglich wäre, wenn man den zur Spathaöffnung werdenden Einschnitt außer Betracht läßt. (3, 4, Bicknell, B.).

Der Stengel erreicht eine Höhe von 5—12 cm und ist, ohne die Flügel, 1—2, selten 3 mm dick. Die Flügel sind ungefähr gleich breit wie die Achse selbst, oder breiter, nur selten schmäler als diese. Der Rand der Flügel ist mehr oder weniger rauh durch feine Zähnelung oder feine Sägung. Die Oberfläche des ganzen Stengels zeigt, wie die Blätter, eine geringere oder stärkere bläuliche Bereifung, und ist infolgedessen im jüngeren Zustand kaum von diesen zu unterscheiden. Mit der langen äußeren Spatha erreicht der Stengel eine Höhe von 20—30 cm. Diese Größe schwankt aber nach oben wie nach unten, so daß als weiteste Grenzen eine Größe von 8—56 cm angegeben wird (Bicknell).

Die straff aufrechten **Blätter** erreichen nur etwa die Hälfte bis ein Drittel der gesamten Stengelhöhe, doch konnte ich auch längere Blätter feststellen. Meist sind sie 1.5—2.5 mm breit, mitunter aber nur 1 mm oder bis etwa 3.5 mm breit. Der Form nach sind es reitende Grundblätter mit ziemlich kurzem Scheidenteil und schwertförmiger Lamina, genau wie die Blätter von *Iris.* Sie sind lineal und gegen die Spitze zu gewöhnlich verschmälert, mitunter aber auch leicht verbreitert; am Ende sind sie zugespitzt. Der scharfe Rand ist, wie die Flügel des Stengels, gezähnelt-rauh. Die parallelen Nerven sind kaum vorspringend, aber mechanisch gut gefestigt. Meist sind die Blätter leicht bläulich bereift, namentlich an trockenen Standorten.

Die Axillarknospen der Laubblätter hat Schumann (137) eingehend studiert. Es sind dies diejenigen Knospen, die sich im Herbste bereits zeigen, dann im nächsten Sommer voll zur Entwicklung kommen und in der darauf folgenden Vegetationsperiode, also $1^1/_2$ Jahre nachdem sie als Axillarknospen eines Muttersprosses zu finden sind, einen Blütenstand zu entwickeln bestimmt sind. Nach Schumann zeigen sie sich im Herbste zunächst als ein äußerst flacher, sanft gewölbter Höcker

in dem sehr engen Raum zwischen der Achse und der, scheidenartig die ganze Achse umfassenden Basis eines Grundblattes. Es entwickelt sich bald eine deutliche Spitze, die seitlich zur Mediane liegt. Es sind aber keine Andeutungen dafür sichtbar, daß dieses Primordium aus zwei transversal gelegenen Anlagen hervorgehe. Dann hebt sich deutlich auf der Mitte dieses Körpers eine etwas oblonge Stelle vom übrigen Gewebe ab; der unter ihr gelegene Teil wölbt sich aber ebenso wie die seitlichen Partien über diese Stelle vor, so daß sie nun eingesenkt wird. Zugleich streckt sich die umwallte Stelle etwas nach der, von der seitlichen Wucherung abgewendeten Seite hin, wird aber schließlich von ihr ganz eingeschlossen. Nun ist sie deutlich als eine Knospe zu erkennen, deren erstes helmartig hinten geschlossenes Blatt den neuen Vegetationskegel umwachsen hat. Auch die Anlage des nächsten Blattes ist bereits erschienen. Daß diese in zweizeiliger Anordnung der ersten Blattanlage gegenüber liegt, ist nach Schumann mechanisch bedingt, wie nach seiner Auffassung die Zweizeiligkeit überhaupt. Der Ort am Vegetationskegel, der in der Nähe des Scheidenschlitzes liegt, befindet sich offenbar unter einem Druckminimum, das den Ort für die folgende Blattanlage direkt bestimmt. Da sich nun diese zweite Anlage genau wie die erste entwickelt, schreibt sie auch wieder die Lage der dritten vor und so fort. Auf diese Weise kann man im Verlauf der Entwicklung eines solchen Seitensprosses die Entstehung von etwa 10 Laubblättern verfolgen.

Dann tritt aber plötzlich gewöhnlich ein Blatt auf, dessen Scheide genau so ausgebildet wird wie bei den vorherigen, dessen Spreite aber nicht entwickelt wird. In der Achsel dieses Blattes bildet sich nun eine nahezu halbkugelige Seitenanlage, wie sie aber nicht zu selten auch schon in der Achsel des letzten normalen Laubblattes auftritt. Diese Anlagen, die sich also schon in der Form von den früheren Lateralknospen unterscheiden, sind die Blütenanlagen.

Diese Blütenstandsanlage untersuchte Schumann nun gleichfalls und gibt auch eine sehr ausführliche Beschreibung. Aus ihrer Untersuchung kommt er zu dem Schluß, daß der Blütenstand von *Sisyrinchium* eine distiche Dolde oder eine zweizeilige Ähre mit außerordentlich verkürzter Spindel sei. I. Haeckel (64) hingegen weist in ihren gründlichen Untersuchungen nach, daß Schumann zu diesem Zwecke gerade das ungünstigste Entwicklungsstadium untersucht habe, in dem eine Irreführung leicht möglich war, und daß der Blütenstand sogar eine sehr deutlich entwickelte Schraubel sei.

I. Haeckel untersuchte die Entwicklungsgeschichte von *S. angustifolium* und *S. californicum* C.A.; bei beiden Arten werden zwei Seiteninfloreszenzen angelegt, die aber bei *S. angustifolium* gar nicht — oder richtiger nur ganz ausnahmsweise — zur Entwicklung kommen, bei *S. californicum* hingegen in der Regel voll ausgebildet werden. Sie enden in diesem Falle wieder in einer terminalen mehrblütigen Spatha. Dieser gehen manchmal noch ein oder zwei Hochblätter voran, in deren Achseln eine verkümmerte Seiteninfloreszenz zweiter Ordnung sitzt. Die oberste Seitenachse übergipfelt meist die Hauptachse. Zunächst werden die Vorblätter der Tochterachsen von *Sisyrinchium* asymmetrisch zweikielig ausgebildet, doch wird im weiteren Verlaufe der Entwicklung ein Kiel gegenüber dem anderen so stark bevorzugt, daß auf älteren Stadien nur mehr eine Spitze zu sehen ist. In dem auf Figur 788 VI, VII dargestellten Stadium bleiben diese Seitenachsen bei *S. angustifolium* stehen.

Der Entwicklungsgang der Spatha, wie auch der Spathablüten, ist nach Haeckel der gleiche wie bei *Iris*; doch fällt dieser gegenüber der starke Unterschied in der Form und Größe der beiden Spathablätter auf (Fig. 788), der erst kurz vor der Entfaltung ausgeglichen wird. Wenigstens hat *S. angustifolium* einen stärkeren Ausgleich, während der Unterschied zwischen oberem und unterem Spathablatt bei manchen Arten der Gattung auch nachher noch sehr groß ist, indem das untere Spathablatt nicht allein viel größer, sondern auch hochblattähnlicher ist als das

obere. Die innerhalb der Spatha liegenden Vorblätter werden bei allen Arten von außen nach innen fortschreitend immer häutiger. Diese Erscheinung beginnt eigentlich schon beim oberen Spathablatt. Das äußere (untere) Spathablatt ist noch vollkommen laubblattartig, etwa 2—6 cm lang, grün, eventuell purpurn überlaufen und hat einen kaum bemerkbaren hyalinen Rand. An der Basis ist es auf 2—6 mm Höhe geschlossen, gegen die Spitze zu leicht verschmälert oder verbreitert, wie die Laubblätter, und ziemlich unvermittelt zugespitzt. Das innere Blatt der Spatha ist hingegen höchstens 1.5—3 cm lang, d. h. höchstens halb so lang wie das

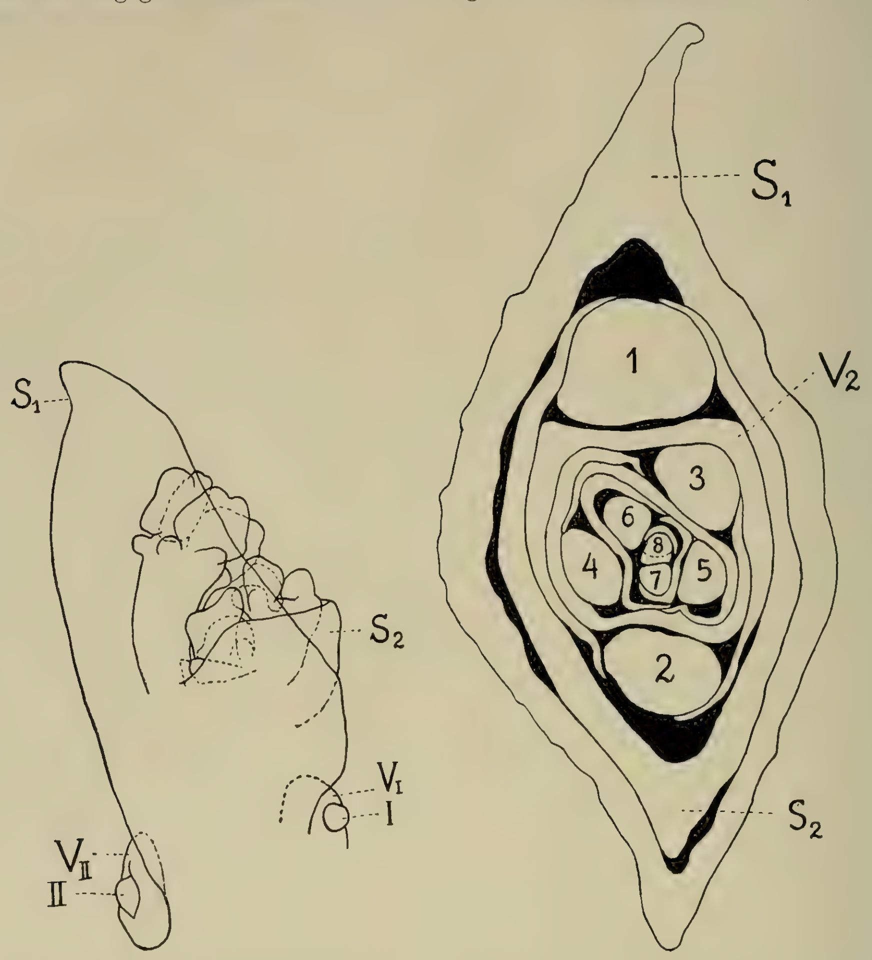


Fig. 788. *Sisyrinchium angustifolium*, junger Blütenstand. I, II. Anlagen von Tochterachsen, die auf diesem Stadium stehen bleiben. VI, VII deren Vorblätter. S_1 S_2 Spathablätter. (Nach I. Haeckel.)

Fig. 789. *Sisyrinchium californicum.* Querschnitt durch die junge Endspatha der Hauptachse. 1—8 Blütenanlagen, S_1, S_2 = Spathablätter, V_2 = Vorblatt zu 2. (Nach I. Haeckel.)

äußere, am Grunde nicht geschlossen, und hat einen deutlichen hyalinen Rand. Dieser wird bei den inneren Vorblättern immer breiter, die grüne Fläche immer schmäler, bis nur mehr an den beiden Kielen ein schmaler grüner Streifen zu sehen ist. I. Haeckel leitet aus der Tatsache, daß das äußere Spathablatt immer ganz

grün bleibt, einen weiteren Beweis für die Verschiedenwertigkeit der beiden Spathablätter ab.

Für die weitere Anlage des Blütenstandes weist Haeckel eine entschieden monochasiale Entstehungsfolge nach. Der Vegetationskegel zerfällt immer wieder in zwei ungleiche Teile, von denen der größere zu einer Endblüte wird, während der kleinere das Verzweigungssystem fortsetzt. Es resultiert eine deutlich schraubelige Anordnung. (Fig. 789.) Daß aber erst die letzten Jahre endgültige Aufklärung über diesen Blütenstand brachten, hat wohl seinen Grund hauptsächlich darin, daß alle Blütenstiele in ganz gleicher Höhe auf der kleinen Fläche innerhalb des inneren Spathablattes inseriert sind, was die Analyse der Infloreszenz wesentlich erschwerte. Nur die Untersuchung des gesamten Entwicklungsganges konnte Aufklärung bringen (64, 137).

In der Entwicklung der einzelnen Blüte konnte Schumann (137) eine interessante Feststellung machen. An dem zur Blüte werdenden Vegetationskegel entstehen zunächst zwei seitliche Phyllomprimordien simultan, denen erst später das in der Ebene der Zweizeiligkeit gelegene folgt — eine Folge der Druckverhältnisse. Diese zuerst entstehenden Anlagen werden aber nicht, wie man glauben könnte, zu den äußeren Perigonblättern, sondern zu Staubgefäßen. Erst wenn diese Blattprimordien schon beträchtliche Größe erreicht haben, zeigen sich an ihrer Basis kleine Höcker als Anlagen der äußeren Perigonblätter und noch später zwischen den Staubblattanlagen die Primordien des inneren Perigonkreises. Bei den unteren Blüten ist die Entwicklungsdifferenz zwischen den seitlichen und dem vorderen Primordium sowohl im Staubblattkreis wie im äußeren Perigonkreis sehr auffallend, bei den späteren Blüten gleicht sie sich ziemlich aus. Wie Schumann feststellte, ist der Druck des Tragblattes die Ursache, die bald wegfällt, da sich später sehr rasch die ganze Anlage aus dem Bereich des Tragblattes erhebt. Die Anlage von Griffel und Narben folgt den Staubblättern erst beträchtlich später nach. Dabei betont Schumann ausdrücklich, daß die erste Anlage der Narben bereits — in scharfem Gegensatz zu *Iris* — zwischen den Antheren auftritt. Bei *Iris* erfolgt ihre Anlage vor den Antheren (137).

Die Blüten erscheinen, je nach der klimatischen Lage, von Mitte Mai bis Mitte Juni, in Newfoundland erst Ende Juni bis Ende August. Dabei ist sehr auffallend, daß die Knospen auf ihren langen, dünnen Stielen einzeln der Reihe nach aus der Spatha treten, so daß die Infloreszenz zunächst einblütig aussieht. Erst nach dem raschen Verblühen der ersten Blüte kommt die nächste Knospe und so fort, so daß man nur selten mehrere Knospen des meist 4-(bis 8-)blütigen Blütenstandes zugleich sieht.

Die Farbe der Blüten ist in der Regel ein schönes Blau, bei manchen Varietäten mehr violett, ausnahmsweise kann sie auch weiß sein, nur im Schlunde der Blüte ist sie gelb bis gelblichgrün; dieser helle Schlund wird gegen die blaue Fläche der Perigonabschnitte durch einen purpurnen Streifen abgegrenzt. Dieser ist jedoch nicht an allen Perigonabschnitten gleich, wie meist angegeben wird. Vielmehr bildet er auf den äußeren Abschnitten der Blumenkrone eine Ecke mit einem Winkel von etwa 60°, auf den inneren aber einen fast geraden Strich, der sich an die Schenkel des Winkels auf den äußeren Tepalen so anschließt, daß das ganze Saftmal ein gleichseitiges Dreieck bildet (Fig. 790 A). Gerade dieses Saftmal macht die Blüte so augenähnlich. Wie Bicknell (l. c. III.) feststellt, tritt beim Trocknen (Pressen) der Blüten eine leichte Verfärbung ein, jedoch niemals eine so starke wie bei *S. graminoides*. Miyake und Imai (104) machten in bezug auf die Blüten Vererbungsversuche. Sie kreuzten zwei Rassen miteinander, die sich nur durch die Blütenfarbe unterschieden. Die Blüten der einen Rasse waren rötlich, die der anderen weiß mit „bunter Mitte“. In der F_1-Generation zeigte sich, daß die zweite Färbung durchaus überwiegt, ohne ganz zu dominieren. Von der bunten Mitte

ziehen ebensolche Streifen zu den Spitzen der Abschnitte. In der F_2-Generation erfolgte eine Aufspaltung gemäß der Mendelschen Regel bei einem Faktor nach dem Verhältnis 1 : 2 : 1. Es traten aber auch einige abweichende Formen in der F_2-Generation auf, die noch weiter untersucht werden.

Der unterständige Fruchtknoten ist konisch, etwa 3 mm lang und 1.5 mm dick. Er ist meist hellgrün und zerstreut mit feinen Drüsenhaaren bedeckt. Aus ihm erhebt sich das Perianth zunächst in einem ganz flachen Trichter. Dieser wird aber zum größten Teil schon von den Basen der freien Perigonabschnitte gebildet, da die Perigonröhre nur ca. 1 mm lang ist. Die Perigonabschnitte gehen ungefähr so weit in Bildung des Schlundes der Blüte ein, als ihr Saftmal reicht; der übrige Teil ist ganz flach strahlenförmig ausgebreitet (Fig. 790 B). Mit Ausnahme der Saftmalzeichnung,

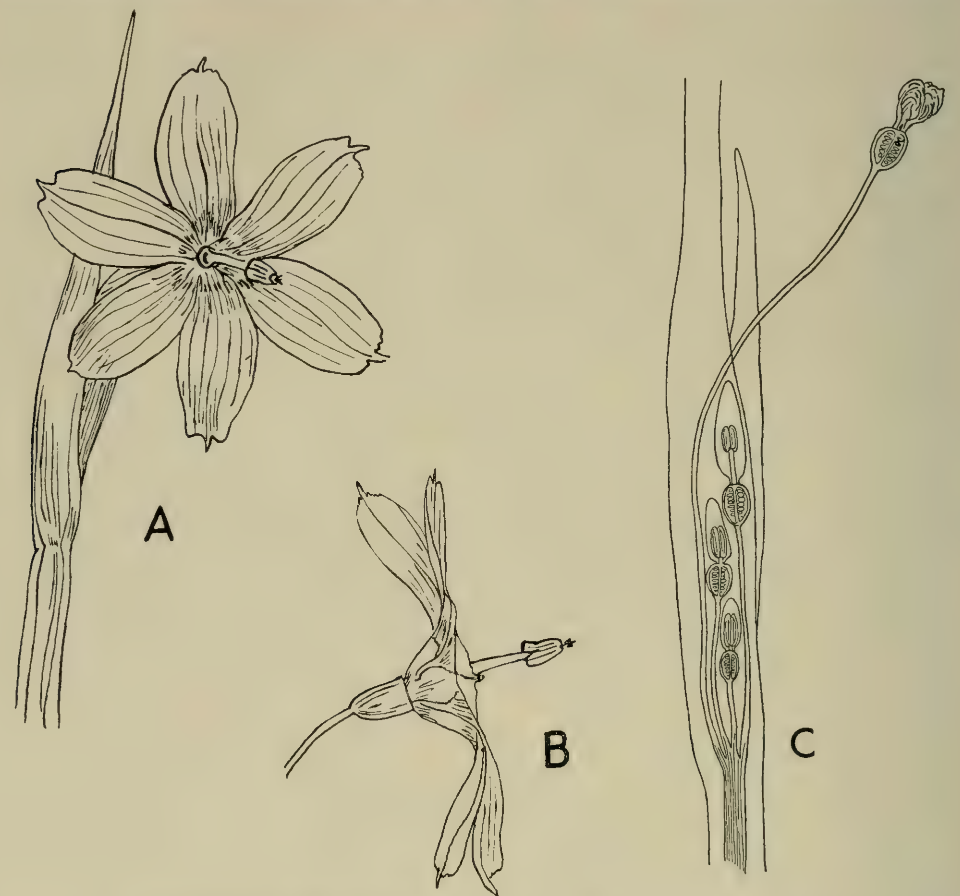


Fig. 790. *Sisyrinchium angustifolium*, Blüte. A die erste Blüte einer Infloreszenz von vorne. B Seitenansicht. C Lage der Knospen in der Spatha nach dem Verblühen der ersten Blüte in einer durch Karbol-Xylol durchsichtig gemachten Infloreszenz. Beachtenswert die Zunahme der Länge der Staubblattsäule. Die Antheren der obersten Blüte auffallend kurz, offenbar schon offen. (Original B.)

die, wie oben erwähnt, bei inneren und äußeren Perigonabschnitten nicht ganz gleich ist, ist ein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Tepalenkreisen nicht zu bemerken. Sie sind oblong, gegen den Grund zu allmählich verschmälert, vorne sehr plötzlich abgestutzt. Der abgestutzte Vorderrand zeigt meist eine leichte

Zähnelung und stets eine wieder plötzlich aus ihm vorstehende feine, oft aber direkt fadenförmige Stachelspitze. Sie sind etwa 6—12 mm lang und rund 4 mm breit. In der Mitte der Blüten erhebt sich eine etwa 4—6 mm lange schlanke Säule, die aus den verwachsenen Staubfäden gebildet wird und an ihrer Spitze die gleichfalls dicht aneinanderliegenden drei goldgelben Antheren trägt. Aus der Spitze dieser Staminalsäule ragt der Griffel mit den drei fein fadenförmigen Narben nur um ca. 1 mm vor.

Es ist nun beachtenswert, daß die Narbenäste bei *Sisyrinchium*, aber auch bei einigen verwandten Formen wie (nach Eichler) *Cipura*, *Libertia* und *Pardanthus*, im Gegensatz zu *Iris* zwischen den Antheren stehen, bei *Iris*, *Gladiolus* und *Crocus* vor diesen. Pax (auch Velenovsky zitiert diesen in 152, III., S. 967) ist nun der Meinung, daß dieser Unterschied auf einer durch Druck in der Anlage verursachten Drehung des Griffels beruhe. Schumann (l. c.) weist jedoch, wie oben erwähnt, darauf hin, daß in der Blütenanlage nicht die geringste Veranlassung zu einer Drehung des Griffels zu finden sei. Er ist vielmehr der Ansicht, daß bei *Iris* nicht der natürliche Raum, der bei *Sisyrinchium* für die kopfigen Narbenanlagen vorhanden ist, zur Verfügung steht, da die Staubblattanlagen noch keine Filamente besitzen, so daß bei *Iris* nur die Rinne zwischen den Theken Raum für die Narbenäste bieten kann. Wenn es auch nicht ausdrücklich gesagt ist, scheint doch Schumann die Stellung bei *Sisyrinchium* für die primitivere anzusehen, die zu den Fruchtknotenfächern dorsale Stellung bei *Iris* als sekundär beeinflußt. Er sagt aber selbst, daß die Stellung bei *Sisyrinchium* für die Annahme ,,der Einschaltung eines abortierten Staminalwirtels nicht günstig" sei. Er scheint demnach den Abortus eines Staminalkreises bei den Iridaceen schlechtweg leugnen zu wollen, was auch in seinen Bemerkungen über das Fehlen von Gefäßbündelresten zu diesem Kreis ausgedrückt zu sein scheint. Da nun aber bei *Iris* auch wohlentwickelte Glieder des inneren Staminalkreises vorkommen können, wie Heinricher wiederholt nachweist, entsteht hier ein Widerspruch, der weder durch die Paxsche noch durch Schumanns Deutung aufgehoben wird. Muß aber unbedingt eine mechanische Beeinflussung diese Verschiedenheit bedingen? Kann nicht die Stellung der Narben, die bei *Iris* und Verwandten dorsal zu den Fruchtknotenfächern liegt, bei *Sisyrinchium* und seinen nächst Verwandten[1]) kommissural ist, auch entwicklungsgeschichtliche Ursachen haben? Obgleich ich mich mit diesen Fragen noch nicht eingehender beschäftigt habe, kann ich mich des Eindruckes nicht erwehren, daß die Ähnlichkeiten zwischen *Sisyrinchium* und *Iris* keineswegs ausreichend sind, um eine so enge Beziehung zwischen den beiden Gattungen herzustellen, wie sie in ihrer Zusammenfassung in die Unterfamilie der Iridoideen zum Ausdruck gelangt. Es wäre eine lohnende Aufgabe, dieses Problem einer unvoreingenommenen kritischen Prüfung zu unterziehen! (135, 152. B.)

Blütenbiologie. Die Nektarabsonderung erfolgt nach Kerner (**95** II) an der Innenseite der kurzen Perigonröhre. Er tritt aber nach Loew (**119**) nicht in freien Tröpfchen hervor. Graßmann (63) stellt fest, daß Septalnektarien nicht vorhanden sind.

Sehr charakteristisch für die ganze Gattung (Hansgirg, Bot. Centrabl., XLIII, S. 415) ist die kurze Dauer der Anthese. Es sind typische Eintagsblumen die sich nach Kerner (**95** II) vormittags um 10—11 Uhr öffnen und zwischen 4 und 5 Uhr nachmittags endgültig wieder schließen. Bei ungünstiger Witterung — nach meiner Beobachtung genügt schon bedeckter Himmel, also Fehlen des Sonnenscheines — kommt die Blüte nicht zur Anthese. Es kommt in diesem Falle nach Kerner zur Pseudokleistogamie, d. h. die Befruchtung erfolgt in einer an sich nicht kleistogamen Blüte, ohne daß sie sich öffnet, mittels eigenen Pollens.

[1]) Nach Bentham-Hooker bei allen Ixieen.

Die Blüten sind, wie Kirchner (Manuskript) feststellte, sehr ausgeprägt protandrisch. Die Antheren stäuben bereits, bevor sich die Blüte geöffnet hat, und sind schon völlig entleert, wenn die Narbenlappen noch dicht aneinandergepreßt und empfängnisunfähig sind. Dadurch aber, daß die Antheren schon in der Knospe stäuben, belegen sie regelmäßig die inneren Perigonabschnitte mit Pollen. Wenn nun die Blüte sich wieder schließt, so erreichen die pollenbedeckten Stellen auf den Tepalen nunmehr die Höhe der Narbenäste. Denn die Öffnungsbewegung beruht auf einem Wachstum der Innenseite, die Schließungsbewegung auf Wachstum der Außenseite; das ganze Perigonblatt hat infolgedessen eine Längenzunahme zwischen Knospenstadium und dem Stadium nach der Anthese erfahren, die eben ausreicht, um die früher in Antherenhöhe befindlichen Pollenmassen auf Narbenhöhe zu bringen, und die infolgedessen nach der Schließung der Blüte zur spontanen Autogamie führt.



Fig. 791. *Sisyrinchium angustifolium*, junger Fruchtstand. Zwei Früchte sind fast reif, eine dritte noch jung. Die vierte Blüte ist eben abgeblüht, Blüte 5 und 6 noch als Knospen in der Spatha verborgen. (Original B.)

Infolge der flachen Form der Blüte steht ihr Nektar auch kurzrüsseligen Insekten offen; sind sie hinreichend groß, so streifen sie leicht an der Staminalsäule, die überdies häufig zum Festhalten benützt wird. Loew beobachtete im botanischen Garten in Berlin kleine Bienen (*Halictus minutissimus* K. ♀) saugend an *S. angustifolium* (**95** II, **102**, **119**, 63. Hansgirg l. c., Kirchner, Manuskript. B.)

Frucht und Samen. Während der Fruchtreife strecken sich die Blütenstiele auf gut das Doppelte der Länge, die sie während der Anthese haben. Da die Früchte ziemlich rasch heranwachsen, kann man stets während der Blütezeit fast alle Stadien von der noch in der Spatha versteckten Knospe bis zur fast reifen Kapsel an einem einzigen Blütenstand beobachten. So besitzt z. B. der in Fig. 791 abgebildete Fruchtstand außer zwei fast reifen Kapseln noch eine junge, ferner eine eben abgeblühte Blüte. Die nächste Blüte ist noch nicht aus der Spatha hervorgetreten, die bei dem abgebildeten Exemplar noch zwei Knospen beherbergte.

Die Kapseln sind fast kugelig-oblong und nur ganz schwach dreiseitig abgeplattet. Am gerundeten, manchmal ganz schwach eingezogenen oberen Ende zeigen sie die von der Perigonröhre herrührende Narbe in Form eines kleinen, erhabenen Ringes, in dessen Mitte auch noch die Staubblattsäule mit dem Griffel ein kleines Spitzchen zurückgelassen haben. Die Kapsel ist sehr glatt, ohne vorspringende Nervatur. Im reifen Zustand ist sie blaßbraun, aber oft bräunlichrot überwolkt. Sie erreicht eine Länge von 4 bis 6 mm und einen etwas kleineren Durchmesser. Sie ist dicht erfüllt von den kleinen, ca. 0.7 mm langen, stark kantig abgeplatteten Samen. Die braunen Samen enthalten horniges, d. h. aus starken Zellwänden gebildetes Endosperm.

Namen- und Sachregister

zu Band I, 3. Abteilung[1]).

A.

[1]) Die lateinischen Pflanzennamen sind ohne Rücksicht auf etwaige Synonymieverhältnisse im Register so aufgeführt, wie sie sich im Text an der angegebenen Stelle finden, so daß in manchen Fällen ein und dieselbe Art unter verschiedenen Namen angegeben ist. Von deutschen Pflanzennamen sind im allgemeinen bloß die Gattungsnamen aufgenommen, Artnamen dagegen nur, soweit sie selbständige Namen und nicht bloß eine Übersetzung des lateinischen Speziesnamens darstellen. Bei den im vorliegenden Bande ausführlich behandelten Arten sind die betreffenden Abschnitte des Textes durch fettgedruckte Seitenzahlen kenntlich gemacht. Bei der Bearbeitung des Sachregisters wurden im Interesse der Vollständigkeit auch solche Stellen des Textes, an denen eine Erscheinung ohne ausdrückliche Nennung des zugehörigen Terminus beschrieben ist, unter dem letzteren als Stichwort zitiert. In den Fällen, in denen für gleiche oder ähnliche Erscheinungen im Text an verschiedenen Stellen verschiedene Termini zur Verwendung gelangt sind, sind im Register Verweise auf die noch in Betracht kommenden Stichworte in Klammern beigefügt.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I.

J.

K.

N.

O.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Z.

Verlag von Eugen Ulmer in Stuttgart-S., Olgastr. 83.

Soeben ist erschienen:

Die Bodensäure

ihre Entstehung und Wirkung, ihre Ermittlung und Beseitigung

von

Reg.-Chemiker **Dr. R. Herrmann**
(Landwirtschaftliche Versuchsanstalt Augustenberg, Baden)
mit einem Vorwort von Professor Dr. **F. Mach.**

Mit 5 Abbildungen — Preis ℳ 1.60.

Aus der Inhalts-Übersicht.



